

Université Montpellier II
Sciences et Techniques du Languedoc
Place Eugène Bataillon
34095 MONTPELLIER Cedex 5

CIRAD-EMVT
Campus International de Baillarguet
TA 30 / B
34398 MONTPELLIER Cedex 5

**DIPLÔME D'ÉTUDES SUPÉRIEURES
SPÉCIALISÉES
PRODUCTIONS ANIMALES EN RÉGIONS
CHAUDES**

Année 2004-2005

RAPPORT DE STAGE

**L'ARRET DE LA SUCCESSION
FORESTIERE A CAP VIDAL,
KWAZULU NATAL, AFRIQUE DU
SUD : ROLE DES HERBIVORES
SAUVAGES**

Par

Catherine PERRIER

Date : octobre 2005



Laboratoire d'accueil : Université du KwaZulu Natal, Pietermaritzburg, Afrique du Sud

Responsable de stage : M. CORNELIS (CIRAD EMVT)

Résumé et mots clés

Situé dans la province du KwaZulu Natal, en Afrique du Sud, la réserve de Sainte Lucie couvre 234 566 hectares. Au sein de ce parc se trouve une réserve forestière, la forêt de Cap Vidal, couvrant 11,313 hectares. Cette forêt se localise entre le lac d'eau douce de Bhangazi à l'est et l'océan Indien à l'ouest. Les dunes sont couvertes de forêt dunaire typique de la frange côtière du KwaZulu Natal. Toutefois, cette forêt présente une caractéristique surprenante : des formations monospécifiques d'*Acacia karroo* se localisent entre les dunes, lieu des anciens campements. L'*Acacia karroo* est une espèce pionnière fréquente dans la région en début de série progressive, lors de la transformation de friches ou prairies en forêt. Cependant, cette espèce est alors progressivement remplacée par les espèces secondaires typiques des forêts dunaires du KwaZulu Natal, comme *Celtis africana*. Ce remplacement se produit sur une période de 30 à 70 ans. La forêt de Cap Vidal étant protégée depuis 50 de toute perturbation, cette évolution aurait du se produire.

L'hypothèse principale pour expliquer les corridors d'acacia est l'impact des herbivores sauvages. Néanmoins, d'autres facteurs peuvent aussi avoir un effet. Aussi, afin de comprendre quels sont les éléments en jeu dans la forêt de Cap Vidal, diverses expériences ont été menées : des analyses du sol et du tapis de graine, des expériences d'exclusion avec mise sous cage de parcelles expérimentales, mais aussi des relevés de végétation à la fois dans la forêt de Cap Vidal et dans un site plus au sud, Richards Bay. Ce site de Richards Bay correspond au domaine d'une exploitation minière depuis 1978. Depuis cette date, la compagnie minière réhabilite certaines parcelles en forêt dunaire. La situation est intéressante puisque ce site nous permet de suivre la série progressive en œuvre à Richards Bay et de la comparer à celle de Cap Vidal.

Les corridors d'acacia de Cap Vidal sont des formations végétales différentes de la forêt dunaires adjacente, mais aussi des parcelles réhabilitées de Richards Bay. La diversité spécifique des corridors d'acacia est environ le tiers de celle de la forêt environnante ($H' = 1,53$ pour les corridors, $H' = 3,52$ pour la forêt). De même pour Richards Bay, les parcelles les plus vieilles ont un indice H' de 2,31. Or ces parcelles sont moins vieilles que les corridors d'acacia puisqu'elles n'ont que 27 ans contre les 50 années de Cap Vidal. Les résultats démontrent que la forêt de Cap Vidal marque un ralentissement sinon un arrêt de sa régénération par rapport au site de Richards Bay. Les herbivores sauvages sont pratiquement absents de Richards Bay alors que leur présence est marquée dans les corridors d'acacia de Cap Vidal (4 animaux au kilomètre). De plus, on note une nette différence entre la densité d'animaux des corridors d'acacia et celle de la forêt dunaire de Cap Vidal : au sein de cette dernière, on ne rencontre que 0,9 animal au kilomètre. L'impact des herbivores sur les ligneux se fait sentir à la fois par l'abrutissement, provoquant la mort des plants (12% des *Acacia karroo*, 11% des *Celtis africana* et 3,5% des *Diospyros natalensis* meurent en un an) et des ralentissement de la croissance, et par le piétinement.

L'effet des herbivores sauvages sur les ligneux à Cap Vidal est non négligeable. Néanmoins, ce facteur n'explique probablement pas à lui seul le ralentissement de la série progressive. Il est probable que d'autres facteurs interagissent pour assurer le maintien de corridors d'acacia. Les herbivores sauvages jouent un rôle important mais sans doute non suffisant. Un effet du climat, mais aussi des conditions du sol est envisageable et pourrait se rajouter à l'action des animaux.

Mots clés : Afrique du Sud, KwaZulu Natal, forêt dunaire, régénération forestière, série progressive, herbivores sauvage, exclusion

Summary and key words

Located in South Africa, in the KwaZulu Natal province, the Greater Saint Lucia Wetland Park covers 234 566 hectares. In this park is the forest reserve of Cape Vidal, of 11.313 hectares. This forest is bounded by the fresh water lake Bhangazi in the east and the Indian ocean in the west. The dunes are covered with coastal dune forest typical from the coastal area of KwaZulu Natal. Yet, the Cape Vidal forest shows a major difference: it contains monospecific formations of *Acacia karroo* trees. These corridors are located in the dune slacks, which are associated with old human settlements. The *Acacia karroo* is a frequent pioneer species in the province. It installs itself at the beginning of a successional pathway, when old grassland turns into forest. However, this species is then slowly replaced by secondary species, typical of the coastal forest of KwaZulu Natal, like *Celtis africana*. This evolution takes place in 30 to 70 years. Cape Vidal forest has been free of disturbance for 50 years so this should have already occurred.

The major hypothesis to explain the presence of the acacia corridors is the impact of wild herbivores. But other factors can also play a part. Consequently, in order to understand the situation in Cape Vidal, various experiments have been undertaken: soil and seed bank analysis, exclosure plots as well as vegetation analysis both in Cape Vidal and in another area further South, Richards Bay. This second study site is a mining area since 1978. Since then, the mining company has been rehabilitating some plots in coastal dune forest. It allows us to follow the successional pathway in Richards Bay and then, to compare it to the one in Cape Vidal.

The acacia corridors of Cape Vidal are different then the coastal dune forest surrounding it, and also from the rehabilitated plots of Richards Bay. The specific diversity of the acacia corridors is about the third of that of the Cape Vidal forest ($H' = 1,53$ for the corridors, $H' = 3,52$ for the forest). As for Richards Bay, the oldest rehabilitated plots have a index H' of 2,31. These plots are still younger than the acacia corridors of Cape Vidal as they are only 27 years old, whereas the corridors are 50 years old. The results show that Cape Vidal has a slower regeneration process than Richards Bay, or might even have come to a halt. Wildlife is almost absent from Richards Bay whereas is exist in the corridors of Cape Vidal (4 animal per kilometre). Furthermore, a clear difference in the density of animals appears in between the acacia corridors and the adjacent forest: the later has just 0,9 individuals per kilometre. The impact in the tree species is due to browsing. It causes the death of seedlings (12% of *Acacia karroo*, 11% of *Celtis africana* and 3,5% of *Diospyros natalensis* seedlings die in a year) as well as a slow down in growth. But animals also trample the seedlings.

The impact of wild herbivores on the tree species of Cape Vidal is not negligible. Yet, this factor alone might not explain the slow down in regeneration observed and the persistence of the acacia corridors. It is possible that other elements interact. Wildlife does play a part, but it's probably not sufficient to explain the upholding of the *Acacia karroo* in Cape Vidal. Climate, but also soil, can be important and add to the effect of wild animals.

Key words: South Africa, KwaZulu Natal, coastal dune forest, forest regeneration, successional pathways, wild herbivores, exclosure

Table des matières

Résumé et mots clés	i
Summary and key words	ii
Table des matières	iii
Table des figures.....	iv
Table des tableaux	v
Introduction	1
I. Contexte et problématique.....	2
A. Les sites étudiés.....	2
1. Histoire et géographie.....	2
2. Les sols	3
3. Climat	3
B. La faune et la flore présentes.....	5
1. Les formations végétales	5
2. Des mammifères herbivores nombreux et variés	7
C. Problématique.....	8
1. La théorie de la succession forestière via l' <i>Acacia karroo</i>	8
2. Données préliminaires	10
3. Hypothèses et questions	11
II. Méthodologie.....	12
A. Expérience d'exclusion.....	12
B. Estimation de la densité de population d'ongulés herbivores	14
C. Relevés de végétation	16
1. Méthode cumulative	16
2. Méthode de Whittaker modifiée.....	16
3. Méthode de West.....	18
D. Autres expériences.....	18
1. Essai de germination pour déterminer le tapis de graine.....	18
2. Analyse du sol	19
3. Influence de l'azote et de l'ensoleillement.....	19
III. Résultats et discussion	20
A. Les séries progressives de Richards Bay et Cap Vidal.....	20
1. Résultats de Cap Vidal	20
2. Comparaison de Richards Bay et Cap Vidal	22
B. Étude de certains facteurs en jeu à Cap Vidal	24
1. Importance de l'azote sur la survie des plants.....	24
2. La pression d'herbivorie.....	26
3. Importance du taux d'abrouissement sur la survie des plants	28
C. La densité d'herbivores à Cap Vidal	30
D. Discussion.....	32
Conclusion.....	34
Bibliographie	35
Annexes	39

Table des figures

Figure 1 Diagramme climatique de Saint Lucia (http://www.weatherbase.com)	4
Figure 2 Diagramme climatique de Richards Bay (http://www.weathersa.co.za)	4
Figure 3 <i>Acacia karroo</i> dans la forêt de Cap Vidal (photo C. Perrier).....	6
Figure 4 <i>Celtis africana</i> (photos issues du site www.plantzafrica.com)	6
Figure 5 Fruits et feuilles de <i>Ziziphus mucronata</i> (du site du National Botanical Institute: www.nbi.ac.za).....	6
Figure 6 Les différentes voies de succession (traits pleins), reboisement (pointillés) et rétrogression (points) (adapté d'après Weisser et Muller, 1983)	9
Figure 7 La régénération forestière via l' <i>Acacia karroo</i> (www.rbm.co.za).....	9
Figure 8 Disposition des sites pour l'exclusion des herbivores (trait plein: parcelle clôturée, pointillé: parcelle non clôturée, double trait: traitement à l'azote, A : plant d' <i>Acacia karroo</i> , C : plant de <i>Celtis africana</i> , D : plant de <i>Diospyros natalensis</i>), issu de Boyes L. (2004)	13
Figure 9 La piste Mvugu à Cap Vidal et les différents habitats traversés	15
Figure 10 La piste Mvugu et les transects (en vert: dans la forêt, en rouge: dans les acacias)	15
Figure 11 Organisation des quadrats pour la méthode cumulative et exemple dans un corridor d'acacia à Cap Vidal (photo : L. Boyes).....	17
Figure 12 Organisation des parcelles selon la méthode de Whittaker modifiée (parcelles en gris : parcelles étudiées).....	17
Figure 13 Comparaison des trois catégories de parcelles à Cap Vidal, étude de West (figure issue de West, 1999a)	21
Figure 14 Les séries progressives à Cap Vidal (à gauche) et Richards Bay (à droite) selon l'âge depuis perturbation.....	23
Figure 15 Impact de l'azote sur le taux de mortalité des <i>Acacia karroo</i> , <i>Celtis africana</i> et <i>Diospyros natalensis</i> à Cap Vidal dans les corridors d'acacia.....	25
Figure 16 Impact de l'azote sur le taux de mortalité des <i>Acacia karroo</i> , <i>Celtis africana</i> et <i>Diospyros natalensis</i> à Cap Vidal dans la forêt dunaire.....	25
Figure 17 Taux d'abrouissement dans deux milieux différents à Cap Vidal.....	27
Figure 18 Taux de mortalité hors cage lié à l'abrouissement dans deux milieux à Cap Vidal	27
Figure 19 Taux de mortalité global hors cage à Cap Vidal	27
Figure 20 Taux de mortalité hors facteur abrouissement à Cap Vidal dans les corridors d'acacia et dans la forêt.....	27
Figure 21 Taux d'arbre mort suite à un, deux ou trois abrouissement et selon l'espèce .	29
Figure 22 Localisation des observations d'animaux le long de la piste Mvugu, Cap Vidal. Triangle rouge: dans la forêt, rectangle vert, dans les corridors d'acacia.....	31
Figure 23 Les indices kilométriques d'abondance sur les transects selon le milieu à Cap Vidal	31

Table des tableaux

Tableau 1 Comparaison de la diversité entre les corridors d'acacia et la forêt à Cap Vidal	21
Tableau 2 La diversité spécifique à Cap Vidal et Richards Bay selon l'âge depuis perturbation.....	22
Tableau 3 Test de significativité des taux de mortalité avec et sans apport d'azote dans les deux milieux étudiés à Cap Vidal pour les trois espèces étudiées (logiciel SPSS 10).....	24
Tableau 4 Part de la mortalité due à l'abrutissement en % dans les corridors d'acacia de Cap Vidal.....	26
Tableau 5 Part de la mortalité due à l'abrutissement en % dans la forêt dunaire de Cap Vidal	26
Tableau 6 Indices kilométriques d'abondance par animal pour les deux habitats à Cap Vidal (animal/km)	30

INTRODUCTION

L'Afrique du Sud protège 5,4% de son territoire, soit 67 000 km² (contre 1,2% pour la France soit 6 533 km²). Cette superficie comporte 20 parcs nationaux et de nombreuses réserves naturelles. Parmi celles-ci se trouve le Greater Saint Lucia Wetland Park, couvrant 234 566 hectares. Situé dans la province du KwaZulu Natal, à l'est du pays, cette réserve est aussi un site du patrimoine mondial de l'UNESCO. La diversité d'habitat de cette réserve comporte une zone forestière côtière : la forêt de Cap Vidal. Si cette forêt était autrefois habitée, ce n'est plus le cas aujourd'hui et cette région peut retourner à son état originel. Avec une grande variété d'animaux sauvages, tant terrestres qu'aquatique, le parc de Saint Lucie est le lieu de nombreuses recherches tant sur la faune que sur la flore. Le département « Biologie et sciences de la conservation » de l'université du KwaZulu Natal dispose d'un programme « Forest biodiversity » et s'intéresse lui à l'écosystème forestier de Cap Vidal.

En effet, cette forêt, qui ne subit plus de perturbation anthropique depuis une cinquantaine d'année, présente toujours des caractéristiques de zone perturbée. Dans la série évolutive qui permet de passer d'une friche à une forêt dunaire, le type de forêt originel et naturel sur les côtes du KwaZulu Natal, se trouve une espèce d'acacia, l'*Acacia karroo*. Cette espèce pionnière s'installe facilement dans les friches et grâce à sa capacité de fixation de l'azote, elle améliore le sol et le prépare pour les espèces secondaires. Celles-ci s'installent alors en 30 à 70 ans. Aussi, trouver encore des parties de la forêt de Cap Vidal couvertes de cette espèce d'acacia est surprenant puisque les hommes sont partis depuis 50 ans de la forêt. Ces formations monospécifiques d'*Acacia karroo* sont des bandes de 50 à 150 mètres de large situées entre l'océan Indien à l'est et le lac Bhangazi à l'ouest. Elles sont placées entre les dunes.

Pour faire pendant à la forêt de Cap Vidal se trouve le long de la côte est du KwaZulu Natal de nombreuses formations dunaires couvertes de forêt. Toutefois, le site le plus intéressant se trouve à Richards Bay, au sud de Cap Vidal. En effet, ce site est la propriété d'une compagnie minière qui assure la réhabilitation des parcelles après exploitation. Une fois que la parcelle est exploitée, les dunes sont reconstruites et tout est mis en œuvre pour que la forêt dunaire se réinstalle. Ces parcelles réhabilitées fournissent donc une zone de comparaison pour la forêt de Cap Vidal. Il ne s'y trouve pas de formation d'*Acacia karroo* comme à Cap Vidal. L'hypothèse souvent énoncée pour expliquer cette différence est que le site de Richards Bay n'héberge pas de faune. Ce serait les herbivores qui maintiendraient les *Acacia karroo* à Cap Vidal. Afin d'éclaircir les raisons de la présence de ces formations végétales à Cap Vidal, une étude de trois ans est mise en place pour l'université du KwaZulu Natal via le département « Biologie et sciences de la conservation ». Cette étude appréhende l'ensemble de l'écosystème forestier de Cap Vidal et tente de prendre en compte le plus de facteur possible.

La première partie de ce rapport présente les deux sites d'étude ainsi que leur caractéristiques principales au niveau de la faune et de la flore. Puis, les hypothèses de travail sont énoncées. Dans une deuxième partie, le protocole expérimental est exposé puis la troisième partie présente les résultats obtenus au bout de deux ans d'étude. En effet, l'étude est encore en cours et d'autres résultats sont attendus en 2006.

I. CONTEXTE ET PROBLEMATIQUE

A. LES SITES ETUDIES

1. Histoire et géographie

a. Cap Vidal, une forêt protégée du Greater Saint Lucia Wetland Park

Situé dans la province du KwaZulu-Natal, sur la côte est de l'Afrique du Sud, le Greater Saint Lucia Wetlands Park s'étend de la frontière du Mozambique au nord jusqu'à 250 km au sud (26°51'26"S à 28°29'08"S), formant un frange côtière variant de 1 à 24 km de large (32°06'25"E à 32°56'46"E). Ce parc est constitué de diverses entités dont la réserve forestière de Cap Vidal. Cette dernière s'étend sur 11.313 ha.

Les dunes côtières de Cap Vidal forment une entité géographique distincte et unique : ces dunes sont parmi les plus hautes de la côte et elles sont entièrement couverte de forêt, ce qui n'est pas le cas sur le reste de la côte. Le système dunaire de la côte du KwaZulu Natal représente l'extrémité sud du complexe de plaine côtière du Mozambique (von Maltitz G.P. *et al.*, 1996). Ces dunes se sont formées il y a 25 000 ans par accumulation de sédiments. Leur altitude varie de 50 à 170 mètres. Entre les dunes de Cap Vidal se loge le lac Bhangazi, un lac d'eau douce faisant partie d'un système de lacs côtiers d'eau douce composé de 3 lacs (lac Sibayi, lac Mgobezeleni et lac Bhangazi).

La forêt de Cap Vidal n'est protégée que depuis 1956, date à laquelle elle est devenue forêt d'état. Des populations autochtones vivaient de l'agriculture et de l'élevage et utilisaient la technique de la culture sur abattis-brûlis jusqu'à la création de la réserve. L'environnement favorable de la forêt de Cap Vidal laisse supposer que des populations se sont établies dès l'âge de fer dans cette région (von Maltitz G.P. *et al.* 1996). Certains sites étaient plus utilisés pour l'agriculture, d'autres pour l'élevage. Dans ce dernier cas, le brûlis servait donc à nettoyer des pâturages pour le bétail. Il est fort probable que ces pratiques agricoles ont fortement influencé la composition spécifique de la végétation actuelle de Cap Vidal (West A. *et al.*, 1999b). Toutefois, la forêt de Cap Vidal est considérée comme ayant toutes les caractéristiques de la formation initiale de type forêt dunaire.

b. Richards Bay, un site minier

Richards Bay est une ville côtière de la province du KwaZulu Natal (28°43'S, 32°12'E), Afrique du Sud, 80 km au sud de Cap Vidal. Le site de l'étude se situe au nord de celle-ci, au sein du site minier de la compagnie Richards Bay Minerals. Il s'agit de dunes côtières, du même type que celles du site de Cap Vidal sur une superficie de 1 842,11 hectares.

La société minière Richards Bay Minerals a débuté l'exploitation du site de Richards Bay en juillet 1977. Le sol des dunes côtières contient des minéraux lourds : ilménite (transformé pour obtenir du titane), rutile et zircon. Ces minéraux représentent environ 5% du volume de sol traité. Le processus d'extraction détruit la végétation puisqu'il s'agit de construire un barrage et d'extraire les minéraux par gravité. À l'origine, 60% de la surface était occupé par des plantations exotiques, 20% par des prairies et les 20% restant par de la forêt dunaire (« KwaZulu Natal dune forest »). Les sites qui ne sont plus exploités sont plantés en pin australien (*Casuarina equisetifolia*) ainsi que des espèces de chênes non invasifs pour développer l'industrie locale de charbon. Toutefois, depuis septembre 1978, la compagnie minière réhabilite un tiers des anciens sites. Sur ces sites, le but est donc de rétablir un écosystème forestier

similaire à celui des forêts d'origine. Actuellement, la surface réhabilitée couvre 560.7 hectares.

La réhabilitation suppose de restaurer la dynamique naturelle des écosystèmes considérés (Mentis M.T. et Ellery W.N., 1994). Cela s'oppose à la re-végétation qui consiste uniquement à établir un couvert végétal. Pour cela, la couche superficielle du sol comprenant l'humus et riche en éléments nutritifs est conservée lors de l'exploitation du site pour être par la suite répartie lorsque le site sera abandonné. Un site est exploité pendant une année, puis réhabilité ou planté en *Casuarina equisetifolia*. Il existe donc des parcelles réhabilitées pour chaque année depuis 1978. La couche superficielle contient aussi de nombreuses graines. Les dunes sont alors refaites selon leur forme originale, le sol disposé sur une épaisseur de 10 cm et des barrières coupe-vent sont mises en place. Une culture de couverture (*Pennisetum americanum*, *Crotalaria juncea* et *Sorghum* spp.) est mise en place afin de protéger les graines présentes dans le sol du vent et de la chaleur. En plus de ces espèces de graminées exotiques, le mélange contient des graminées indigènes comme *Eragrostis curvula* et *Cymbopogon validus* (Lubke R.A. et al., 1997). En 3 à 4 jours, la couverture végétale est en place. Rapidement, les espèces indigènes se développent, d'abord les herbacées, puis les arbres et arbustes. Puis, 3 mois plus tard, les barrières sont enlevées (Camp P. et Weisser P.J., 1991). Ce processus doit permettre aux anciens sites exploités de Richards Bay de retrouver leur végétation forestière d'origine. Une bande côtière de forêt a été préservée afin de servir de réservoir pour les graines des essences indigènes.

2. Les sols

La région appartient à l'ensemble de la plaine de Mozambique. Le sous-sol géologique date du Crétacé et de la fin du Tertiaire. Il s'agit de dépôts vaseux et calcaires. Le substrat sableux est peu stable ce qui joue un rôle important pour la végétation qui se met en place. Les formations dunaires du KwaZulu Natal sont considérées comme récentes, probablement moins de 10 000 ans (von Maltitz G.P. et al., 1996). Les dunes côtières sont généralement considérées comme ayant des sols pauvres à la fois en éléments nutritifs et en eau (van Aarde R.J. et al., 1998), mis à part la couche d'humus éventuellement présente. Le sol des dunes est sableux, calcaire et pauvre bien que profond. L'horizon A supérieur contient des argiles et est plus riche que l'horizon B.

3. Climat

Le climat de la région de Saint Lucia (station météorologique de référence pour le site de Cap Vidal) est intermédiaire entre un climat tropical et subtropical. Les étés sont chauds et humides (de novembre à mars) tandis que les hivers sont plus doux et secs ainsi que le présente la figure 1. 60% des pluies tombe en été. Un gradient climatique est-ouest s'applique, la côte étant la zone la plus humide. Des inondations saisonnières sont occasionnelles. Les vents violents issus de la mer structurent la forêt et apportent du sel, élément important pour l'écosystème de forêt dunaire.

Ainsi que le montre la figure 2, le climat de Richards Bay diffère peu de celui de Saint Lucia. La différence entre été et hiver est cependant moins marquée à Richards Bay où les pluies sont plus réparties tout au long de l'année. La pluviométrie est cependant identique, environ 1 200 mm d'eau par an. Les vents prédominants viennent du sud est. Le climat de Richards Bay et Saint Lucia est favorable à la végétation puisqu'il n'y a ni période de sécheresse, ni période de gel.

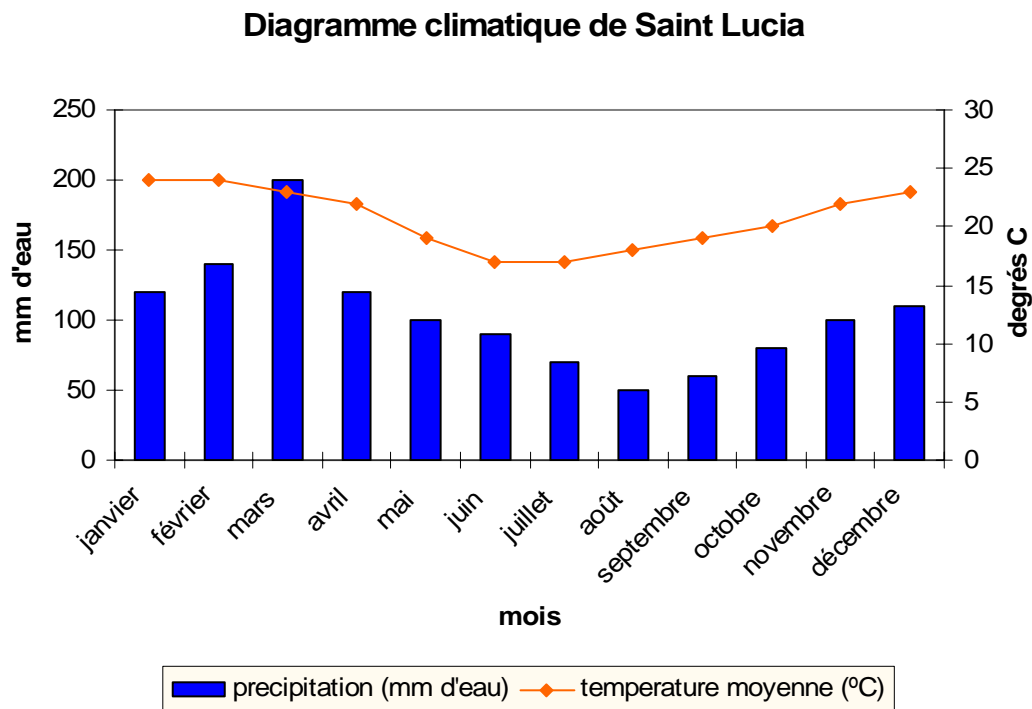


Figure 1 Diagramme climatique de Saint Lucia (<http://www.weatherbase.com>)

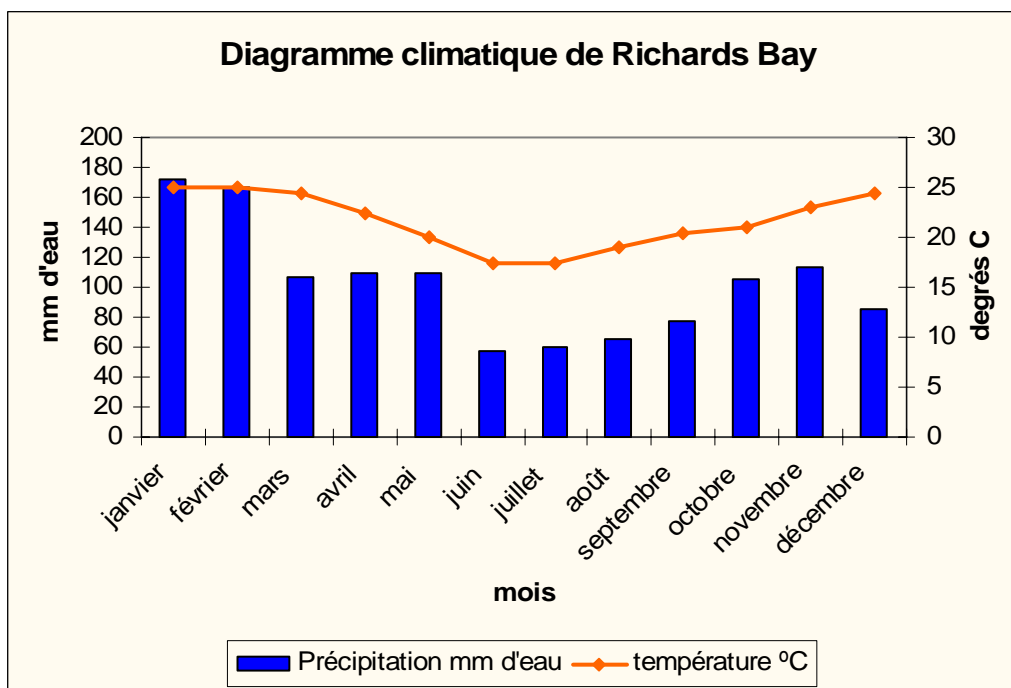


Figure 2 Diagramme climatique de Richards Bay (<http://www.weathersa.co.za>)

B. LA FAUNE ET LA FLORE PRESENTES

1. Les formations végétales

a. Les forêts dunaires et les corridors d'acacia

Les forêts de Cap Vidal et de Richards Bay appartiennent toutes deux au groupe six de la classification du Département de l'Eau et de la Forêt d'Afrique du Sud. Il s'agit du groupe côtier nord (Department of Water Affairs and Forestry, 2003) Au sein de celui-ci, le type de forêt est forêt dunaire. Dans ces forêts, la hauteur de la canopée peut atteindre 50 mètres mais cela varie selon l'emplacement de la forêt, la topographie et les perturbations (vent, sel) auxquelles elles sont soumises. La strate arbustive est peu développée et la strate herbacée est quant à elle souvent dominée par *Isoglossa woodii* (Weisser P.J., Müller R., 1983, MacDevette D.R., 1992). Cette plante forme souvent des buissons denses pouvant atteindre 3 mètres de haut. Bien qu'aucune espèce endémique d'arbre ne soit répertoriée sur ces sites, de nombreuses essences sont ici à la limite sud de leur distribution. *Celtis africana*, *Diospyros natalensis* et *Ziziphus mucronata* sont quelques arbres caractéristiques des forêts dunaires.

Au sein de la forêt de Cap Vidal, la forêt est entrecoupée de formations quasi monospécifiques d'*Acacia karroo*. Situées entre les dunes, elles forment des corridors de 50 à 150 mètres de large. La canopée est moins continue que dans la forêt dunaire, aussi les corridors sont plus lumineux. Les *Acacia karroo* sont courants en lisière de forêt ou sur d'anciennes zones perturbées. La canopée varie de 4 à 11 mètres de haut et *Acacia karroo* la domine largement. *Celtis africana*, *Diospyros inhacaensis*, *Teclea gerrardii*, *Sideroxylon inerme* et *Ziziphus mucronata* sont les espèces les plus communes de la strate arbustive (MacDevette D.R., 1992.)

b. Caractéristiques des arbres étudiés

L'*Acacia karroo* (figure 3) est une espèce de la famille des mimosaceae réputée pour envahir les friches agricoles, les prairies et les fourrés arbustifs peu développés (Weisser P.J., Müller R., 1983). Les friches deviennent des surfaces boisées en *Acacia karroo* en 25 à 60 ans. Le système racinaire des arbres est profond, ce qui leur permet d'utiliser l'eau et les éléments nutritifs du sol. Espèce pionnière, l'*Acacia karroo* est capable de s'installer dans des habitats ouverts, sans ombre ni protection contre les feux. Les arbres fixent l'azote dans le sol du fait de la présence de nodules bactériens sur les racines et assurent ainsi l'amélioration des conditions du sol pour les autres plantes. Les acacias fournissent aussi l'ombre nécessaire au développement d'autres essences.

Les acacias peuvent atteindre 20 mètres de haut dans les forêts du nord du KwaZulu Natal. La floraison a lieu entre octobre et février et les fruits sont présents de janvier à avril. Ce sont des gousses contenant les graines. À maturité, les gousses s'ouvrent et libèrent les graines sur le sol. L'*Acacia karroo* produit de nombreuses gousses et de fait, de nombreuses graines ce qui est un atout de plus pour une plante pionnière. Les fleurs sont consommées par les singes et l'arbre attire de nombreux insectes, dont les abeilles, et des oiseaux. Les animaux sauvages consomment les feuilles (Pooley E., 2003). Il existe différentes formes de croissance selon la localisation des arbres dont celle présente sur les forêts dunaires. Dans ce type de forme de croissance, les épines sont persistantes et peuvent atteindre 250 mm de long.



Figure 3 *Acacia karroo* dans la forêt de Cap Vidal (photo C. Perrier)



Figure 4 *Celtis africana* (photos issues du site www.plantzafrica.com)



Figure 5 Fruits et feuilles de *Ziziphus mucronata* (du site du National Botanical Institute: www.nbi.ac.za)

De la famille des Ulmaceae, le micocoulier d'Afrique ou *Celtis africana* (figure 4) est un arbre au feuillage caduc. Il s'agit d'une espèce pionnière présente dans les premiers stades de la succession menant aux forêts dunaires de Cap Vidal et de Richards Bay. Cet arbre à croissance rapide pouvant atteindre 20 mètres de haut se rencontre dans de nombreux habitats : de la côte jusqu'à 2 100 mètres d'altitude. Les feuilles caduques sont simples, d'un vert pale et triangulaires. Elles sont appréciées des animaux sauvages. La floraison a lieu au printemps (d'août à octobre) puis les fruits sont présents d'octobre à février. Les baies sont consommées par de nombreux oiseaux qui participent ainsi à la dissémination des graines.

De la famille des ebenaceae, *Diospyros natalensis* est une espèce qui se trouve dans les forêts dunaires du KwaZulu Natal et du Transkei. Les arbres peuvent atteindre 16 mètres de haut malgré une croissance lente. Les feuilles sont alternées et de petite taille. La floraison a lieu d'octobre à décembre et les fruits (présents de novembre à avril) sont consommés par les oiseaux qui assurent la dissémination. Cette étape est importante pour le développement de la plantule : les oiseaux digèrent les baies et les graines sont rejetées dans les fientes.

Enfin, de la famille des Rhamnaceae, *Ziziphus mucronata* (figure 5) est un arbre de taille variable (de 3 à 20 mètres) présent dans toute la province du Natal. Les épines sont présentes par paire, l'une droite, l'autre recourbée ce qui lui vaut son nom français : jujubier à griffe. Les feuilles sont alternées et situées entre les épines. Elles sont d'un vert clair et brillant, fortement marquées par trois nervures. La floraison a lieu entre octobre et janvier, les fruits étant présent de février à juin. Chaque fruit ne contient qu'une seule graine. Les fleurs attirent quantité d'insectes et le feuillage est apprécié des animaux sauvages (Pooley E., 2003). Cet arbre se rencontre dans les forêts dunaires.

2. Des mammifères herbivores nombreux et variés

Les animaux sauvages sont nombreux dans le Saint Lucia Wetland Park mais seules quelques espèces d'herbivores habitent la forêt de Cap Vidal. Les éléphants (*Loxodonta africana*) sont réputés pour avoir un impact important sur la végétation (Styles C.V., Skinner J.D., 2000) mais ces animaux se trouvent plus au nord. La majorité des antilopes (impala *Aepyceros melampus* et cob des roseaux *Redunda arundinum*) sont des animaux qui se trouvent dans les plaines et la savane. Les rhinocéros sont aussi des herbivores qui ont un fort impact sur leur environnement. Les rhinocéros noirs (*Diceros bicornis minor*), des brouteurs à l'inverse des rhinocéros blancs (*Ceratotherium simu*) qui sont des païsseurs, ne sont que peu présents dans la région de Cap Vidal. Par contre, du fait de la présence du lac Banghazi en lisière de la forêt de Cap Vidal, de nombreux hippopotames (*Hippopotamus amphibious*) sont présents. Bien que ce soit des païsseurs, leur impact sur la végétation ligneuse se fait sentir par le piétinement des plants. Ils sont actifs principalement la nuit.

Dans la forêt de Cap Vidal, on trouve principalement des céphalophes (le céphalophe du Natal, endémique à l'Afrique du Sud *Cephalophus natalensis*), des guibs harnachés (*Tragelaphus scriptus*), des grands koudous (*Tragelaphus strepsiceros*) et des cobs à croissant (*Kobus ellipsiprymnus*). Les céphalophes sont des mammifères herbivores de petite taille mais du fait du grand nombre d'individus présent, leur impact est non négligeable (Augustine D.J., MacNaughton S.J., 2004, MacNaughton S.J., Georgiadis N.J., 1986). Ce sont des brouteurs, de même les guibs et les koudous. Par contre, les cobs à croissant sont des stricts païsseurs. Néanmoins, ils sont présents dans la forêt de Cap Vidal où l'on trouve une strate herbacée parfois importante, surtout constituée d'*Isoglossa woodii*.

Bien que cette étude se concentre principalement sur l'impact des mammifères herbivores, le rôle des insectes herbivores est non négligeable. Les insectes consomment les graines, les baies et les feuilles des arbres. Leur impact sur la survie des graines et donc, sur le développement des arbres est important. De même les singes, très présents sur le site de Cap Vidal, jouent un rôle de dissémination des graines non négligeable.

C. PROBLEMATIQUE

1. La théorie de la succession forestière via l'*Acacia karroo*

L'*Acacia karroo* a toutes les caractéristiques d'une espèce pionnière : les graines survivent dans le sol pendant de nombreuses années grâce à leur enveloppe et leur germination est stimulée par les perturbations et l'augmentation de l'intensité lumineuse qui s'ensuit. Une fois établis sur des friches agricoles ou dans des clairières formées par le vent ou le feu au sein des forêts, les *Acacias karroo* forment un ensemble d'âge homogène. La canopée est très ouverte avec peu de plantules qui se développent au sol. Les plants qui s'installent et se développent ne sont pas regroupés autour des acacias. De plus, malgré la présence de nombreuses graines d'acacia dans le sol, les plants d'acacia sont rares sous les arbres adultes. Au bout de 25 ans environ, le processus de sénescence débute et les arbres meurent. Lorsque les arbres tombent, les chablis qu'ils ouvrent sont rarement recolonisés par *Acacia karroo*. Il s'agit plutôt d'autres essences, principalement *Celtis africana*, *Teclea gerrardii*, *Diospyros natalensis*, *Diospyros inhacaensis* et *Clausenia anisata* (Von Maltitz G.P. *et al.*, 1996). À ce stade, la canopée est toujours ouverte, bien que les *Acacia karroo* soient remplacés par d'autres espèces.

Toutefois, cette voie de succession n'est pas la seule (figure 6). Selon Von Maltitz G.P. *et al.* (1996), une autre possibilité peut s'imposer par rapport à la voie de l'*Acacia karroo*. Il s'agit de la voie via des groupes d'arbustes. Ces groupes se forment autour d'un arbre isolé originel. Celui-ci s'installe dans une friche ou une prairie. Il s'agit souvent de *Syzygium cordatum*, mais d'autres espèces comme *Garcinia livingstonei* et *Phoenix reclinata* sont aussi impliquées. Ces espèces ont des fruits qui attirent les oiseaux ainsi que les animaux et ils ont de nombreuses caractéristiques d'arbres pionniers : ils tolèrent le feu, ils ont une croissance rapide et ils sont matures tôt. L'ombre que l'arbre procure permet à d'autres espèces d'arbres de s'installer. Elle augmente aussi l'humidité et donc, la protection contre les feux. Ainsi, le groupe d'arbres se développe et la strate herbacée disparaît progressivement. Les groupes fusionnent les uns avec les autres ce qui forme des forêts.

Dans son étude de ces deux voies de succession, Von Maltitz G.P. *et al.* (1996) a trouvé une plus grande diversité d'habitat et d'espèces via les groupes d'arbres que via l'*Acacia karroo*. Toutefois, il semble que la présence de graines d'*Acacia karroo* dans le sol inhibe toute autre voie de régénération que celle via cette espèce. La voie de l'*Acacia karroo* semble la plus simple (Lubke R.A. *et al.*, 1996) et à ce titre, elle est utilisée par de nombreuses compagnies pour réhabiliter des sites. Néanmoins, il semble que la diversité spécifique diminue au cours du processus (West A. *et al.*, 1999b).

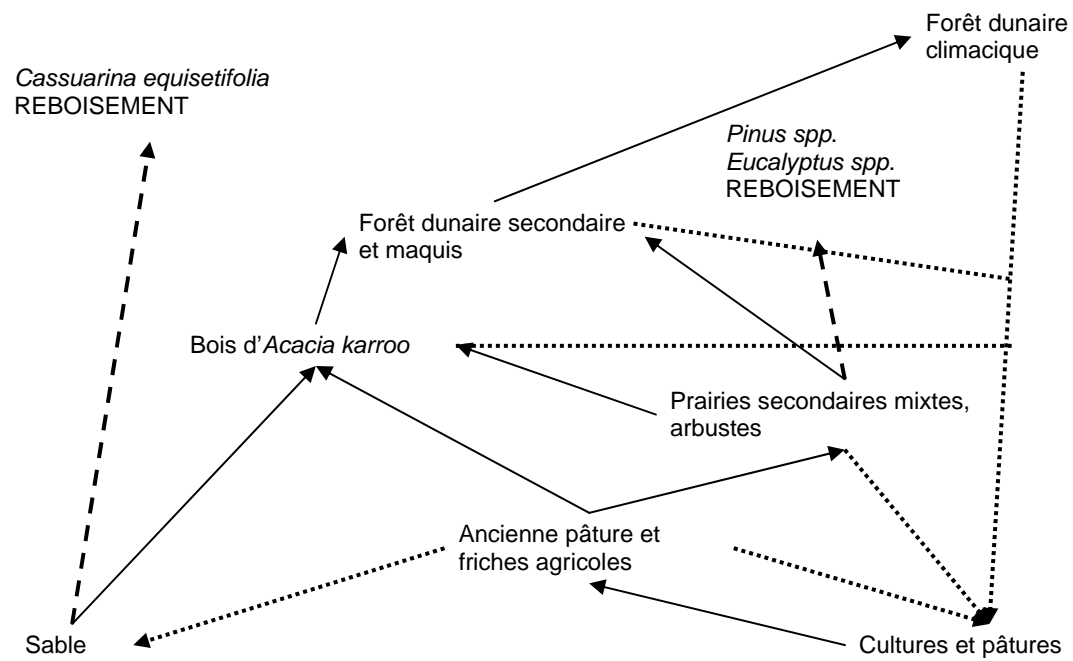


Figure 6 Les différentes voies de succession (traits pleins), reboisement (pointillés) et rétrogression (points) (adapté d'après Weisser et Muller, 1983)

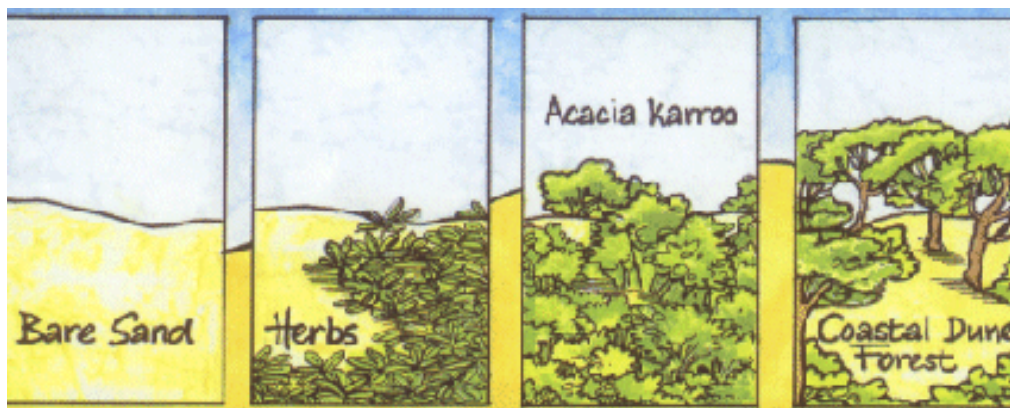


Figure 7 La régénération forestière via l'*Acacia karroo* (www.rbm.co.za)

2. Données préliminaires

Dans la forêt de Cap Vidal, les corridors d'*Acacia karroo* décrits précédemment sont donc un stade de la succession forestière. La forêt est protégée et exempte de perturbation anthropique depuis 50 ans. Selon de nombreux auteurs (Von Maltitz G.P. *et al.*, 1996 , Weisser P.J. et Müller R., 1983, Camp P. et Weisser P.J., 1991, Lubke R.A. *et al.*, 1996), cette durée est suffisante pour que la série progressive en soit à un stade plus tardif, c'est-à-dire que les acacias soient remplacés par d'autres arbres typiques de la forêt dunaire. Au sein des corridors d'*Acacia karroo* de Cap Vidal, les essences typiques des forêts dunaires sont peu représentées (West A. *et al.*, 1999a, Boyes L., 2004) bien qu'elles soient présentes au sein de la forêt dunaire environnante. À l'inverse, sur le site de Richards Bay, les sites réhabilités de même âge sont plus avancés dans la succession. Il semble donc que la succession forestière à Cap Vidal soit ralentie.

L'*Acacia karroo* est une espèce fixatrice d'azote. De ce fait, il est possible que ces arbres se développent sur un sol pauvre et que les espèces forestières ne puissent pas s'établir par manque d'azote disponible. Toutefois, dans une étude préliminaire d'un an, Boyes L. (2004) a montré que la composition du sol entre les corridors d'acacia et la forêt dunaire environnante n'est pas significativement différente à Cap Vidal (annexe 4). En particulier, la teneur en azote n'est pas significativement différente, et ne constitue pas a priori de barrière à l'établissement d'espèces d'arbres non fixatrices d'azote.

Il est possible aussi qu'il existe une barrière à la dispersion des graines et que donc, le tapis de graine des corridors d'acacia ne contienne aucune espèce forestière. En effet, selon Duncan et Chapman (2002), l'une des principales contraintes exercée sur la régénération forestière sur des terrains pauvres est que peu de graines dispersées par les animaux sont disponibles. De fait, l'*Acacia karroo* n'a pas de fruit juteux qui attire les animaux frugivores, en particulier les oiseaux. De plus, il est possible que ceux-ci soient plus sensibles à la prédation dans un milieu ouvert comme les corridors et qu'ils évitent donc cet environnement. Toutefois, dans l'étude préliminaire, Boyes L. (2004) a montré que la composition du tapis de graine n'était pas significativement différent entre la forêt et les corridors d'acacia. Il ne semble donc pas y avoir de barrière de dispersion entre la forêt et les corridors d'acacia.

Enfin, le dernier aspect étudié afin d'expliquer l'arrêt de la série progressive à Cap Vidal est l'impact des ongulés herbivores. Les résultats issus de l'étude préliminaire tendent à prouver que les herbivores ont un impact significatif sur le développement des arbres. Dans Boyes L. (2004), il ressort que l'herbivorie a un impact significatif et négatif sur la croissance de plants d'*Acacia karroo* et *Celtis africana*. Les résultats sont cependant ambigus et nécessitent plus ample investigation.

3. Hypothèses et questions

Le site de Richards Bay est soumis aux mêmes conditions climatiques que la forêt de Cap Vidal. Toutefois, la régénération forestière n'est pas stoppée sur les sites réhabilités de Richards Bay. L'intérêt de ce site tient au fait que les zones réhabilitées sont d'âges connus (de quelques mois à 25 ans). Aussi, ce site permet d'étudier des formations végétales similaires d'âges différents et de comparer les situations entre Cap Vidal et Richards Bay.

La principale différence entre les deux sites est que Cap Vidal est une aire protégée et à ce titre, la faune est très présente. À l'inverse, Richards Bay est une exploitation minière où peu d'animaux sauvages sont présents du fait de la destruction des dunes pour l'exploitation et de la perturbation engendrée par la présence humaine. La principale hypothèse pour expliquer la différence au niveau de la série progressive est donc que les herbivores ongulés de Cap Vidal ont un impact majeur sur la végétation. Il peut s'agir d'un impact direct par consommation des feuilles et branches ou par piétinement des plants.

Toutefois, il convient de vérifier que tous les autres paramètres sont identiques. En effet, il est possible que le sol des dunes de Richards Bay soit plus riche en éléments nutritifs que le sol des dunes de Cap Vidal. De même, le développement des arbres typiques d'une formation de forêt dunaire peut être facilité par la dispersion plus importante des graines de la forêt dunaire adjacente. Les principaux axes de recherche peuvent donc se résumer comme suit :

1. La situation de Cap Vidal est-elle caractéristique des successions forestières de la zone côtière ? Le site de Richards Bay, géographiquement proche de Cap Vidal, semble présenter des caractéristiques différentes. La comparaison de ces deux sites peut-elle fournir un début d'explication ? Comparer les séries progressives de Richards Bay et de Cap Vidal peut permettre de mettre en évidence des grandes lignes communes ou des différences importantes.
2. L'effet des herbivores sauvages à Cap Vidal est-il visible ? Existe-t-il une différence entre les corridors d'acacia et la forêt dunaire adjacente au niveau de la pression d'herbivorie ? Le taux d'azote dans le sol n'est-il pas aussi un paramètre à considérer en ce qui concerne la croissance des ligneux en particulier dans les corridors d'acacia ?
3. La densité d'animaux est-elle significativement différente entre les corridors d'acacia et la forêt dunaire de Cap Vidal ?

La problématique de cette étude suppose donc de nombreuses expériences sur le terrain pour appréhender la population d'ongulé herbivore et analyser la végétation mais aussi des expériences sous serre où les conditions sont contrôlées.

II. METHODOLOGIE

A. EXPERIENCE D'EXCLUSION

L'hypothèse de départ est que les herbivores sont la raison principale de l'arrêt de régénération sur le site de Cap Vidal. La méthode la plus courante pour estimer l'impact des herbivores sur la végétation consiste à définir des zones où les animaux sont exclus par des barrières physiques. Des zones témoins en « libre accès » pour les animaux permettent de comparer les résultats. Les barrières physiques dans cette étude sont des cages de 1m² et de 40 cm de haut. Celles-ci n'excluent donc pas les insectes dont les effets sur la végétation ne sont pas négligeables. Dans chacun des trois corridors d'acacia étudiés à Cap Vidal, 5 sites sont choisis avec 5 sites adjacents dans la forêt, soit un total de 30 sites. Chaque site se compose de 6 parcelles de 1m² chacune (figure 8). Trois parcelles sont sous cage, trois sont ouvertes. Quatre parcelles sont plantées, chacune avec 5 plants d'*Acacia karroo*, *Celtis africana* et *Diospyros natalensis* de façon aléatoire. Deux de ces parcelles sont sous cage. De plus, une parcelle sous cage et plantée ainsi qu'une parcelle ouverte et plantée recevront 20 g d'azote sous forme de granulés à 28% d'azote à chaque relevé.

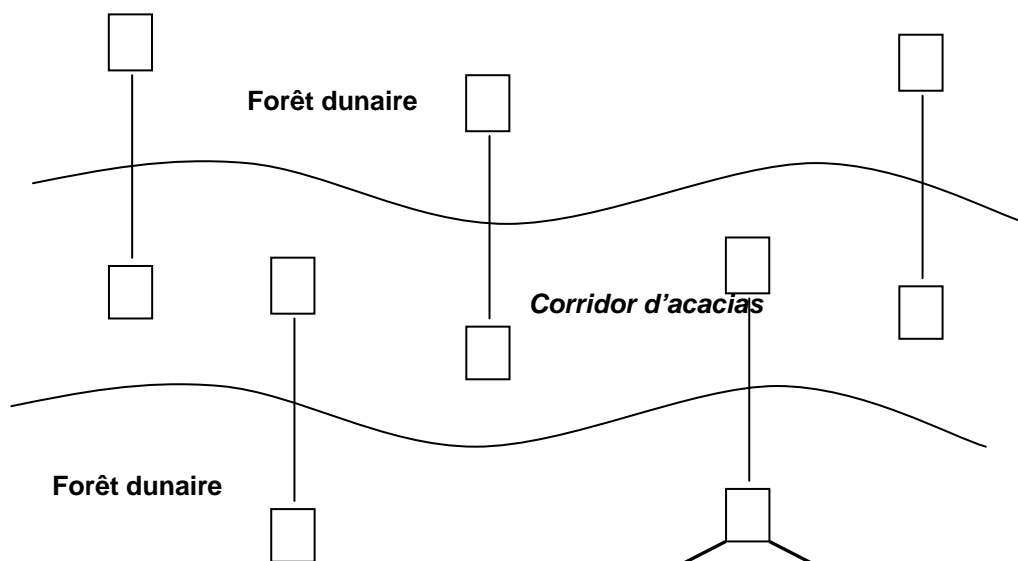
Dans le cadre de cette étude, les parcelles d'exclusion ont différents buts. En premier lieu, les cages empêchent les ongulés herbivores de consommer les plants. Ainsi, dans deux milieux différents (corridor d'acacia et forêt dunaire), nous disposons de 15 parcelles de 1 m² sous cage et 15 parcelles équivalentes de 1 m² sans cage. Ces parcelles permettent de mettre en évidence la croissance des plants sous deux types de pression d'herbivorie (présence ou absence). De plus, nous pouvons ainsi identifier les espèces présentes naturellement dans les deux habitats. Les données recueillies sont la longueur du rameau principal, la circonférence à la base et l'espèce. Toute trace d'abrouissement est aussi enregistrée.

Afin de mettre en évidence l'abrouissement préférentiel des herbivores pour certaines espèces, nous avons aussi des parcelles plantées. Les espèces choisies sont typiques des deux milieux étudiés. Les mêmes données que précédemment sont recueillies. Ceci doit nous permettre de mettre en évidence la différence de croissance des espèces entre les deux habitats. À l'inverse des parcelles présentées dans le paragraphe précédent, le but n'est pas d'identifier les espèces présentes naturellement. Aussi toute espèce non plantée est supprimée à chaque relevé de données. Ces deux protocoles permettent d'appréhender le rythme de régénération et de croissance des ligneux étudiés à Cap Vidal.

Enfin, deux parcelles de chaque site reçoivent un apport d'azote. En effet, l'*Acacia karroo* est une espèce fixatrice d'azote. Aussi cet élément joue peut-être un rôle important dans la succession ligneuse. Une hypothèse étant que d'autres espèces ligneuses ne s'établissent pas dans les corridors d'acacia par manque d'azote disponible, ces parcelles doivent nous permettre de tester cette éventualité. Les parcelles sont plantées afin de comparer l'effet de l'apport d'azote sur des espèces connues pour faire partie de la succession forestière.

Pendant l'étude préliminaire d'un an, les mesures étaient effectuées toutes les 6 à 7 semaines. Puis, pendant deux ans, les mesures sont effectuées tous les 3 mois. Les dégâts aux cages sont réparés à chaque visite.

A. Organisation



B. Exemple d'un site

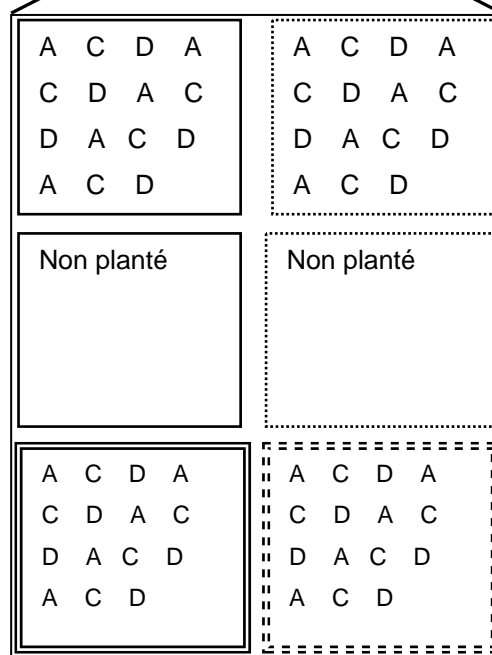


Figure 8 Disposition des sites pour l'exclusion des herbivores (trait plein: parcelle clôturée, pointillé: parcelle non clôturée, double trait: traitement à l'azote, A : plant d'*Acacia karroo*, C : plant de *Celtis africana*, D : plant de *Diospyros natalensis*), issu de Boyes L. (2004)

B. ESTIMATION DE LA DENSITE DE POPULATION D'ONGULES HERBIVORES

Pour valider l'hypothèse selon laquelle les ongulés herbivores sont responsables de l'arrêt de la succession à Cap Vidal, il convient de pouvoir comparer la densité de population entre les deux sites étudiés (Cap Vidal et Richards Bay), mais aussi entre les deux habitats forêt et acacia. En effet, une hypothèse de travail est que les herbivores utilisent préférentiellement les corridors d'acacia pour se nourrir et se déplacer entraînant ainsi des dégâts sur la végétation. Pour cette estimation, différentes méthodes étaient possibles. Il pouvait s'agir d'observations directes ou indirectes (traces dans le sable ou comptage de fèces). Toutefois, vu les conditions du terrain, les observations indirectes par relevé des empreintes se révèlent difficilement réalisable. En effet, bien que les traces soient visibles, en particulier pour les hippopotames, il est délicat d'identifier l'espèce et d'effacer les empreintes afin de ne collecter que des données récentes. Pour ce qui est du comptage de fèces, une étude préliminaire de 4 jours a été réalisée afin d'évaluer la méthode. Deux relevés par jour étaient réalisés : matin et soir, sur des quadrats de 25 m² à raison de deux sites par type d'habitat. Les fèces présentes sont retirées au début de l'expérience ainsi que toutes fèces trouvées en cours d'expérience. Toutefois, à l'issue de cette étude, aucune présence de fèces n'a été constatée aussi cette technique n'a pas été utilisée.

À l'inverse, les observations directes sont courantes et faciles bien que la végétation dense d'*Issoglossa woodii* bloque la vue dans certaines parties de la forêt. Ainsi, il nous a semblé plus réalisable de procéder à des observations directes des animaux. De plus, le but n'est pas de faire un recensement exhaustif des populations mais juste d'avoir un indice pour comparer les habitats (forêt dunaire et corridor d'acacia) et les sites (Cap Vidal et Richards Bay). Un chemin traverse la forêt de Cap Vidal : la piste Mvugu. Elle forme une boucle au sein de la forêt (figure 9).

Cette piste nous est apparue comme utile pour les observations directes puisqu'elle traverse les différents habitats. Toutefois, son utilisation peut entraîner un biais du fait de la présence du lac Bhangazi à l'extrémité ouest de la piste. Aussi, afin d'éliminer l'effet du lac, des transects au sein des deux habitats sont utilisés pour collecter des données (560 mètres au sein de la forêt, 650 mètres au sein des acacias). Que ce soit sur la piste ou les transects, les relevés se font deux fois par jour : au matin avant 9 heures et l'après midi après 15 heures afin de se situer au maximum d'activité des animaux. Les relevés sont interrompus lorsqu'il pleut puisque cela peut influencer le comportement des animaux. Afin de pouvoir comparer les résultats entre les corridors d'acacia et la forêt, lorsque les relevés se font sur la piste Mvugu, le trajet est chronométré : il convient que le même temps soit passé dans les deux habitats. L'analyse des résultats se fait par le calcul d'indices kilométrique selon la formule suivante :

$$\text{IK (individu/mètre) pour un habitat} = \text{nombre d'individu rencontré} / \text{distance parcourue en mètres dans un type d'habitat donné}$$

Sur le site de Richards Bay, l'organisation est différente puisqu'il ne s'agit pas d'une forêt et de corridors d'acacia mais de parcelles réhabilitées. Un seul habitat est donc concerné (acacia) puisqu'il n'y a pas de forêt adjacente. Nous nous sommes appuyées sur les communications personnelles des scientifiques et chercheurs travaillant sur le site, ainsi que sur nos propres observations lors des relevés.

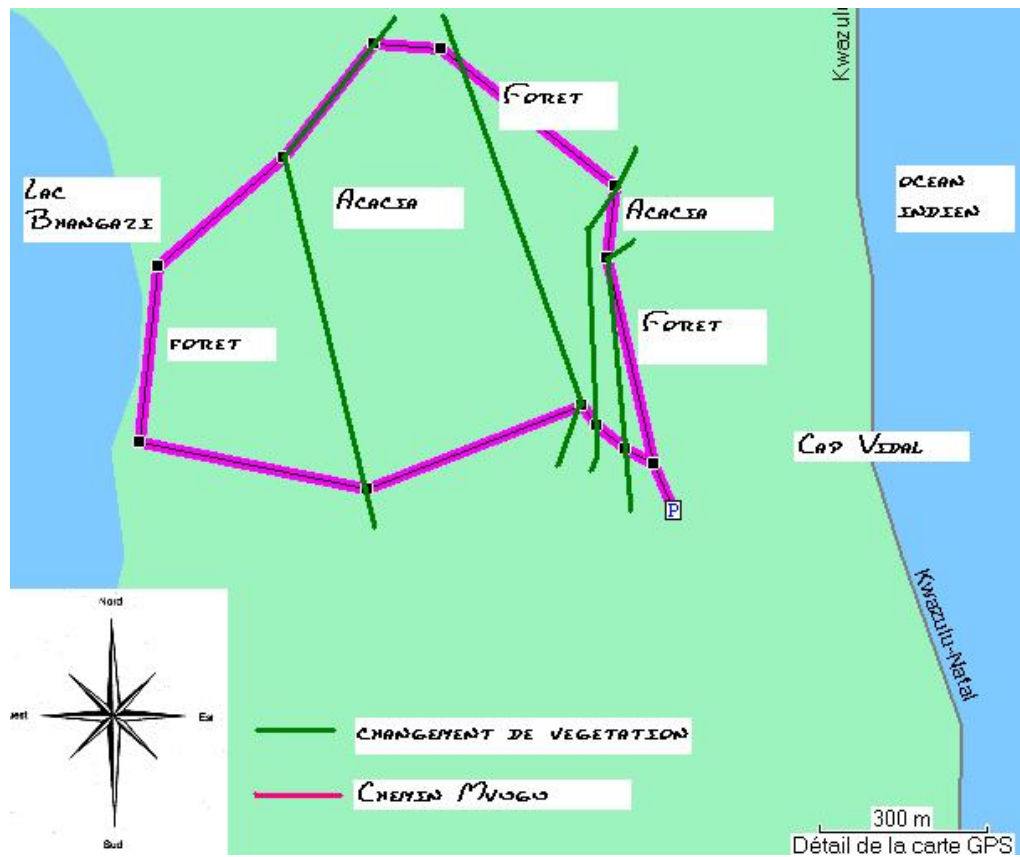


Figure 9 La piste Mvugu à Cap Vidal et les différents habitats traversés



Figure 10 La piste Mvugu et les transects (en vert: dans la forêt, en rouge: dans les acacias)

C. RELEVES DE VEGETATION

1. Méthode cumulative

Des relevés de végétation sont utiles afin de vérifier la composition floristique des corridors d'acacia et de la forêt adjacente à Cap Vidal. Pour ce site, nous avons utilisé une méthode cumulative par quadrat. Toutes les espèces d'arbres rencontrées dans un quadrat initial de 1x1 m sont notées, ainsi que leur nombre. Puis la surface du quadrat est doublée et les mêmes données (espèce et nombre d'individus par espèce) sont notées. La taille des quadrats est augmentée (2x2 m, 4x4 m, 8x8 m, 10x10 m, 12x12 m, 14x14 m) ainsi que le montre la figure 11 jusqu'à ce qu'aucune nouvelle espèce d'arbres ne soit présente dans 2 tailles successives de quadrat. Ainsi, la courbe espèce/superficie atteint un plateau et il est légitime de supposer que toutes les espèces présentes ont été identifiées. Toutefois, vu la largeur limitée des corridors d'acacia, il est possible que le relevé soit limité par le fait que le quadrat de taille supérieure soit dans la forêt. Les zones de relevé sont déterminées aléatoirement à la fois dans la forêt et les corridors d'acacia. Un total de 6 relevés par habitat est réalisé (deux par corridor d'acacia associé à deux dans la forêt adjacente).

2. Méthode de Whittaker modifiée

La méthode précédemment présentée présente toutefois des inconvénients majeurs. Cumuler les quadrats peut amener à échantillonner l'hétérogénéité d'une zone au lieu de mettre en évidence les espèces représentatives du site étudié. De plus, la forme carrée des quadrats est moins efficace que des quadrats rectangulaires (Stohlgren T.J. *et al.*, 1995). Aussi, sur le site de Richards Bay, nous avons utilisé des quadrats rectangulaires selon la méthode des parcelles de Whittaker. Initialement (Whittaker R.H., 1966, Whittaker R.H. et Niering W.A., 1965), Whittaker a conçu sa méthode pour des surfaces plus ou moins homogènes afin que les différentes zones soient faciles à identifier. De plus, Leis S.A. *et al.* (2003) démontre que la méthode de Whittaker est la plus efficace pour analyser la composition végétale d'une région. Toutefois, Stohlgren T.J. *et al.* (1995) ont mis en évidence certains défauts majeurs de la méthode de Whittaker. Ils ont alors testé une méthode modifiée reprenant les caractéristiques principales des parcelles de Whittaker. Leur méthode consiste en un quadrat de 20 x 50 mètres, un quadrat de 5 x 20 mètres central, deux quadrats de 2 x 5 mètres en périphérie et dix quadrats de 0.5 x 2 mètres toujours en périphérie. Toutefois, le degré de précision atteint avec cette méthode nous est apparu trop fin pour l'étude réalisée. Nous avons donc adapté la méthode aux conditions de notre terrain.

Un quadrat de base de 20 x 50 mètres est délimité. Au sein de celui-ci, tous les arbres d'un diamètre supérieur à 10 cm à hauteur de poitrine (soit 1,3 mètres du sol) sont pris en compte. Leur diamètre à 1.3 mètres et l'espèce sont les données collectées. Puis, au sein du rectangle de base, nous délimitons deux quadrats de 10 x 25 mètres comme le montre la figure 12. Au sein de ces deux quadrats, tous les arbres d'un diamètre compris entre 5 et 10 cm sont pris en compte. Enfin, nous définissons deux quadrats de 5 x 12.5 m au centre et nous prenons en compte tous les arbres d'un diamètre de moins de 5 cm mais d'une taille supérieure à 10 cm. En effet, identifier les espèces à partir des cotylédons est hasardeux et difficile. De plus, il est fort probable que les plants de moins de 10 cm ne participent pas à la régénération forestière puisque le taux de mortalité est très élevé pour cette catégorie.



Figure 11 Organisation des quadrats pour la méthode cumulative et exemple dans un corridor d'acacia à Cap Vidal (photo : L. Boyes)

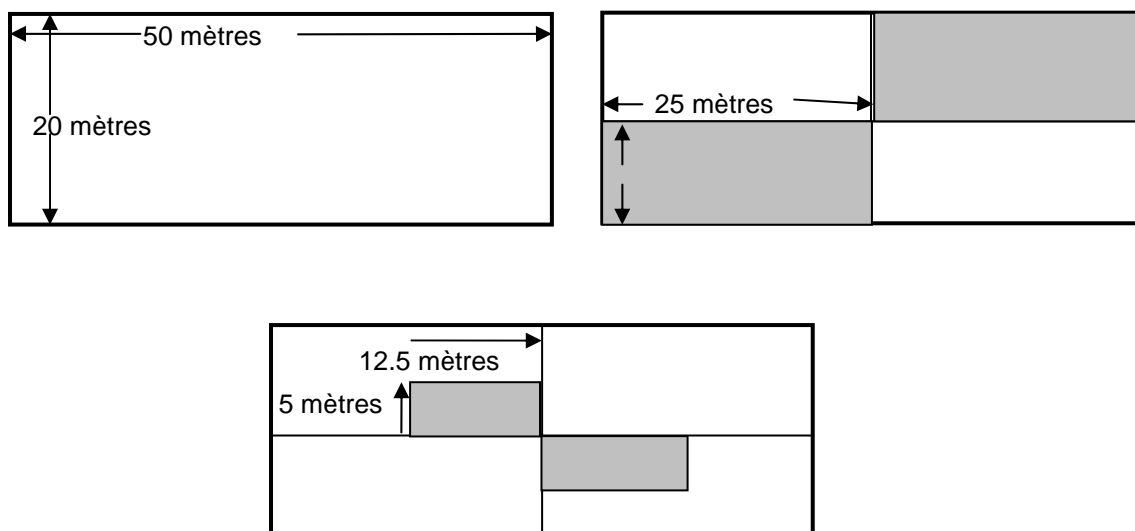


Figure 12 Organisation des parcelles selon la méthode de Whittaker modifiée (parcelles en gris : parcelles étudiées)

3. Méthode de West

West (West A. *et al.*, 1999b) a procédé à des relevés de végétation sur le site de Cap Vidal durant l'année 1997. À partir de photographies aériennes prises à différentes périodes (1937, 1960, 1975, 1988 et 1996), il a identifié 3 stades différents de régénération dans la forêt de Cap Vidal selon la date de début du processus, ainsi que 2 zones de contrôle. Les différentes régions sont : des parcelles abandonnées entre 1937 et 1960, entre 1960 et 1975 et entre 1975 et 1988. Puis, en supposant qu'il faut un laps de temps d'au moins 5 ans pour que la canopée soit identifiable depuis une photographie aérienne, West a déterminé trois âges depuis perturbation : 42, 27 et 14 ans. L'une des zones témoins consiste en des parcelles qui sont topographiquement identiques aux friches agricoles (placées entre les dunes) mais qui ne montrent aucune trace de présence humaine sur les photographies. Il est donc possible que ces parcelles aient été cultivées mais si tel est le cas, plus de 60 années se sont écoulées depuis. L'hypothèse de travail est que ces parcelles peuvent être représentatives du stade forestier atteint après perturbation d'ordre anthropogénique. Ce témoin est nommé SC (slack control ou témoin pour les creux entre les dunes). La deuxième zone témoin consiste elle en des parcelles qui n'ont jamais été soumise à aucune pression anthropique : les parcelles sont situées au sommet des dunes. Ce témoin est nommé TC (topographic control ou témoin topographique). Dans chaque zone ainsi déterminée, il a délimité des parcelles de 50x15 mètres. Un total de 39 parcelles (7 x 1988, 6 x 1975, 6 x 1960, 10 x SC, 10 x TC) est étudié. West relève les espèces d'arbres, le diamètre à 1,3 mètre du sol et le nombre de tige pour tous les arbres de plus de 2 mètres de haut enracinés dans la parcelle. La composition floristique et la succession des espèces sont analysées.

Des relevés identiques sont effectués à Richards Bay dans des parcelles réhabilitées en 1978 (27 ans), 1991 (15 ans) et 1998 (7 ans). Les relevés se font par les parcelles de Whittaker. En effet, sur le site de Richards Bay, il semble que la succession forestière est plus avancée. La comparaison des résultats porte surtout sur le rythme de succession : la succession à Richards Bay est-elle réellement plus rapide que à Cap Vidal ? De plus, les espèces présentes sont-elles identiques et au même stade pour des âges identiques ? L'âge des parcelles de Richards Bay est choisi afin de correspondre à l'âge des parcelles de West à Cap Vidal. Toutefois, il n'existe pas à Richards Bay de parcelle réhabilitée avant 1978. Il est donc impossible d'avoir un équivalent aux 42 années depuis perturbation. Les relevés fournissent des données sur la régénération forestière, les espèces impliquées selon le stade de la régénération et le rythme de celle-ci.

D. AUTRES EXPERIENCES

En plus des expériences et relevés sur le terrain, des expériences sont menées sous serre et des analyses de laboratoire sont pratiquées. Cependant, du fait de la durée limitée du stage par rapport au projet, les résultats des expériences décrites par la suite n'étaient pas disponibles avant mon départ. Les protocoles sont développés afin de présenter le projet dans sa totalité. Les résultats seront utilisés par L. Boyes dans son mémoire de master ultérieurement.

1. Essai de germination pour déterminer le tapis de graine

Une des hypothèses expliquant l'arrêt de la succession forestière à Cap Vidal par rapport à Richards Bay est que le tapis de graine ne contient pas les espèces typique forestière. Afin de tester cette hypothèse, des prélèvements de sol sont effectués. Sur

un quadrat de 20 x 20 cm, les 10 cm supérieurs du sol sont recueillis et tamisés afin d'augmenter le taux de germination selon la méthode développée par Ter Heerdt *et al.* (1996). Un total de 15 échantillons par habitat est collecté, chacun correspondant à deux sous échantillons de 20 x 20 cm. Les échantillons sont ensuite placés sur des plateaux couverts de 5 cm de sable, précédemment prélevé sur site à Cap Vidal, qui est stérilisé. Lorsque les plants germent, ils sont identifiés puis éliminés du plateau afin de limiter la compétition. Si l'identification est impossible au stade cotylédon, le plant est transféré en pot pour être identifié ultérieurement. L'expérience dure trois mois. À l'issue de cette période, il est communément admis que toutes les graines présentes ont germé. Toutefois, les graines restantes sont récupérées et identifiées sous microscope.

2. Analyse du sol

L'une des raisons principales de problème de succession ligneuse porte souvent sur la composition du sol. Une analyse précédente entre le sol des corridors d'acacia et des pentes des dunes couvertes de forêt à Cap Vidal avaient montré qu'il n'existait pas de différence significative. Toutefois, afin de valider l'hypothèse selon laquelle le sol n'est pas différent entre la forêt et les corridors à Cap Vidal, mais aussi entre les zones d'acacia à Richards Bay, d'autres prélèvements sont effectués. À Cap Vidal, les échantillons sont prélevés entre les dunes, dans des zones où la forêt dunaire est installée. À Richards Bay, les prélèvements se font sur des sites réhabilités à différentes périodes. Quatre classes d'âge de réhabilitation sont définies : de 23 à 25 ans (soit de 1980 à 1982), de 20 à 22 ans (1983 à 1985), de 16 à 19 ans (1986 à 1989) et de 10 à 13 ans (1992 à 1995). Ces classes d'âge sont déterminées en fonction d'une étude réalisée précédemment sur le site de Richards Bay par van Aarde R.J. *et al.* (1998). De plus, cela recouvre des âges depuis perturbation potentiellement présents à Cap Vidal. Par carottage, deux profondeurs sont prélevées : de 0 à 5 cm et de 5 à 20 cm de profondeur. Un total de 20 échantillons est prélevé par classe d'âge à Richards Bay et par habitat à Cap Vidal. Les analyses seront effectuées par Boyes L. à l'université du KwaZulu Natal à Pietermaritzburg.

3. Influence de l'azote et de l'ensoleillement

L'ensoleillement est un facteur important pour le développement de certaines espèces ligneuses, de même la teneur en azote du sol. Ainsi, si l'*Acacia karroo* est une espèce fixatrice d'azote, ce n'est pas le cas pour les autres espèces rencontrées dans la forêt de Cap Vidal. Des plants de *Celtis africana*, *Diospyros natalensis*, *Ziziphus mucronata* et *Acacia karroo* sont maintenus sous serre à une température constante de 25°C. Différents niveaux d'azote (1% d'azote soit un niveau bas ou 10% d'azote, soit un niveau élevé) et diverses intensités lumineuses (forte ou modérée) sont appliqués. L'azote est distribué sous forme liquide dans 50 mL de solution d'Hoaglands à 50% (composition en annexe). 120 plants de chaque espèce sont traités selon le protocole suivant :

	1 % d'azote	10 % d'azote
Intensité forte	30 plants de chaque espèce	30 plants de chaque espèce
Intensité modérée	30 plants de chaque espèce	30 plants de chaque espèce

Toutes ces expériences couvrent donc les divers aspects identifiés comme potentiellement importants pour expliquer l'arrêt de la succession forestière à Cap Vidal. Les résultats et leur analyse doivent nous permettre de mettre en évidence le ou les facteurs principaux.

III. RESULTATS ET DISCUSSION

A. LES SERIES PROGRESSIVES DE RICHARDS BAY ET CAP VIDAL

1. Résultats de Cap Vidal

West (West *et al.*, 1999b) a étudié les espèces d'arbres présentes à Cap Vidal dans des parcelles de trois catégories : des parcelles que les humains ont quitté en 1960, en 1975 ou en 1988. Il s'agit donc de parcelles sur lesquelles la végétation est à différents stades de régénération. Selon la théorie de la régénération par l'*Acacia karroo*, les parcelles de 1960 doivent être couvertes d'une forêt dunaire tandis que les parcelles de 1988 seront à un stade plus précoce de la série, avec une plus grande proportion d'*Acacia karroo*.

Ainsi que le montre la figure 13, les parcelles datant de 1975 et 1988 sont toujours au stade *Acacia karroo*. Les témoins qui n'ont jamais eu la moindre perturbation anthropique, sont dans la catégorie forêt dunaire. Par régression, West a démontré que cette catégorie serait atteinte après 80 années. Aussi, il n'est pas surprenant de ne pas rencontrer de forêt dunaire sur les zones perturbées à Cap Vidal puisque les humains étaient encore présents il y a 50 ans. Toutefois, cela suppose aussi que la série progressive est plus lente à Cap Vidal que ce que la littérature expose puisque selon certains auteurs, le stade forêt dunaire devrait être atteint en 50 à 70 ans (Mentis M.T. et Ellery W.N., 1998). La catégorie intermédiaire (forêt secondaire) devrait par contre correspondre à la situation de la forêt de Cap Vidal puisqu'elle est exempte de présence humaine depuis 1950, soit 55 ans. Aussi, la forêt doit être au minimum au stade de forêt secondaire. Les corridors d'acacia rencontrés sur le site ne constituent donc pas une étape « normale » de la série progressive. Ces zones devraient être couvertes par de la forêt secondaire.

Le tableau 1 présente la diversité spécifique des corridors d'acacia et de la forêt adjacente à Cap Vidal. Plus l'indice de Shannon est élevé, plus la diversité est grande. Par contre, l'indice de Simpson (compris entre 0 et 1) indique une forte diversité lorsqu'il est proche de 0. L'inverse de l'indice de Simpson représente le nombre d'espèces très abondantes tandis que l'exponentielle de l'indice de Shannon représente le nombre d'espèces rares. Enfin, l'indice de Hill, compris lui aussi entre 0 et 1, indique le maximum de diversité lorsqu'il est proche de 0. Nous remarquons que les corridors d'acacia ont une diversité spécifique moins importante que la forêt adjacente puisque leur indice de Shannon est plus bas et leur indice de Simpson plus élevé. Le rapport 1/D nous prouve que les corridors d'acacia ont 2 espèces très abondantes (dont l'*Acacia karroo* avec 70% des arbres) alors que la forêt en compte 8. De plus, dans la forêt, nous trouvons de nombreuses espèces rares alors que les corridors d'acacia n'en comportent que peu. Enfin, l'indice de Hill renforce les deux autres indices de diversité étudiés puisqu'il indique lui aussi une plus forte diversité au sein de la forêt. Il est intéressant de remarquer que la présence ou non d'une clôture n'a que peu d'impact sur la diversité.

Ainsi, West a démontré que la succession à Cap Vidal existait puisque des parcelles exemptes de perturbation progressent selon une série évolutive. Quelle est donc la raison des corridors d'acacia qui persistent au sein de la forêt et qui sont structurellement différents de la forêt qui les entoure ?

2. Comparaison de Richards Bay et Cap Vidal

Afin de tenter de répondre à cette question, nous avons étudié deux sites, Richards Bay et Cap Vidal. En effet, le site de Richards Bay est réhabilité par l'homme selon la théorie de l'*Acacia karroo*. À l'inverse, le site de Cap Vidal est entièrement naturel. Les *Acacia karroo* présents se sont installés d'eux mêmes sans que l'homme n'intervienne en protégeant des vents comme c'est le cas à Richards Bay.

Le tableau 2 présente la diversité spécifique sur les deux sites étudiés et en fonction de l'âge depuis perturbation. Les indices sont les mêmes que ceux du tableau 1. Nous notons une évolution pour un site donné en fonction du temps. En effet, les indices de Shannon et de Simpson indiquent tous deux une augmentation de la diversité lorsque l'on passe de 14 à 27 ans que ce soit pour Cap Vidal ou pour Richards Bay. À Cap Vidal, les parcelles de 27 ans étudiées ont jusqu'à 60 espèces très abondantes, soit le triple de ce que les parcelles de 14 ans contiennent. De plus, l'indice de Simpson est de 0,09 soit très proche de 0 ce qui constitue la maximum de diversité, pour les parcelles de 27 ans de Cap Vidal. Pour Richards Bay, nous retrouvons la même tendance, avec les parcelles de 27 ans plus diversifiées que celles de 14 ans. Toutefois, la diversité spécifique y est moindre qu'à Cap Vidal. Néanmoins, la différence entre les parcelles de 27 et 14 ans à Richards Bay est plus importante qu'à Cap Vidal. Ainsi, les indices de Hill sont beaucoup plus élevés à Richards Bay mais la différence entre les deux années y est plus importante qu'à Cap Vidal. Il est possible que la progression à Richards Bay soit plus rapide qu'à Cap Vidal. L'évolution du pourcentage d'*Acacia karroo* à Richards Bay semble aussi aller dans ce sens.

La figure 14 présente l'évolution du nombre d'arbre en fonction du diamètre du tronc et selon l'âge de la parcelle. Deux types sont distingués au sein de la population d'arbre : les *Acacia karroo* et les autres. En effet, si les *Acacia karroo* doivent être très présents aux premières phases de la série progressive, cette espèce doit diminuer en nombre par la suite. Suivre l'évolution du nombre d'*Acacia karroo* est donc un bon indicateur de l'évolution de la succession. Une série progressive normale évolue selon une courbe régulière, l'espèce pionnière disparaissant pour être progressivement remplacée par les espèces forestières. Sur le site de Cap Vidal, le diagramme portant sur les parcelles de 14 ans montrent que les *Acacia karroo* sont prédominants dans les tailles de diamètre de plus de 9 cm, c'est-à-dire que les *Acacia karroo* constituent la canopée ainsi que la strate de taille inférieure qui remplacera les arbres adultes. Le nombre important d'arbre d'autre espèce laisse supposer que ceux-ci vont remplacer les *Acacia karroo* par la suite. Toutefois, l'analyse du diagramme portant sur les parcelles de 27 ans, toujours pour Cap Vidal, montre que ce n'est pas ce qui se produit. Le nombre global d'arbre a diminué et les *Acacia karroo* sont toujours présents majoritairement pour les arbres d'un diamètre de plus de 11 cm. De plus, il semble qu'il y ait une recrudescence du nombre d'*Acacia karroo* de petit diamètre (moins de 5 cm), ce qui peut impliquer que l'espèce se réinstalle.

Sur le site de Richards Bay, le profil est totalement différent. Pour les parcelles de 14 ans, les *Acacia karroo* dominent la canopée comme pour Cap Vidal, mais le diagramme est plus régulier. Ensuite, lorsque l'on passe aux parcelles de 27 ans, le nombre d'*Acacia karroo* a beaucoup diminué et seules d'autres espèces sont présentes dans les petits diamètres (jusqu'à 9 cm). Cela laisse supposer une évolution vers la forêt, l'*Acacia karroo* laissant place aux espèces forestières.

Ainsi, les séries progressives en œuvre à Cap Vidal et à Richards Bay sont totalement différentes. En effet, il semble que le processus soit ralenti à Cap Vidal, voir même perturbé puisque les *Acacia karroo* réapparaissent sur les parcelles de 27 ans. Nous allons à présent analyser la situation à Cap Vidal afin de comprendre quels sont les facteurs en jeu.

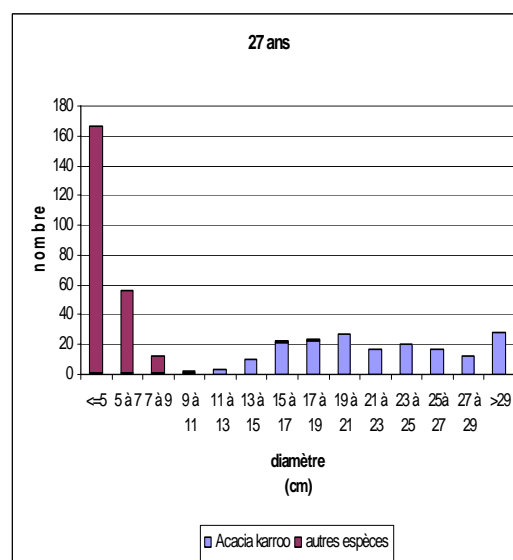
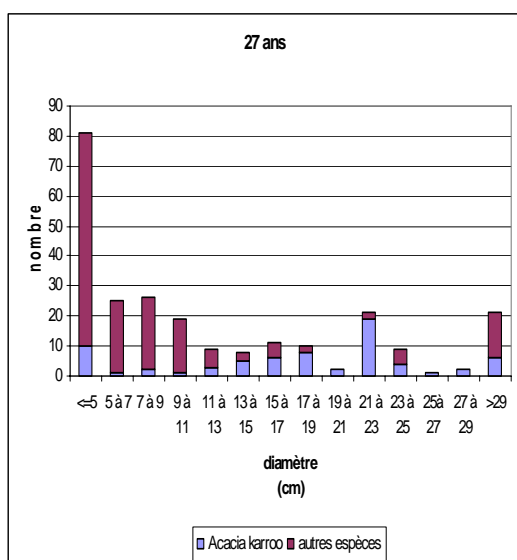
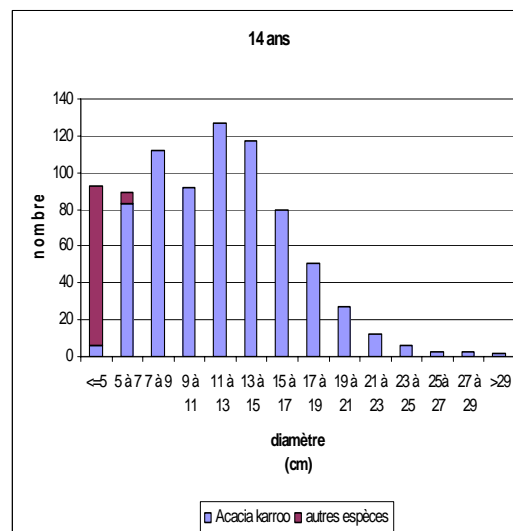
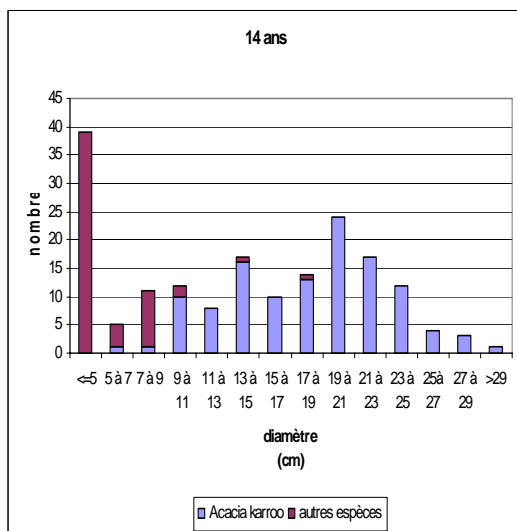


Figure 14 Les séries progressives à Cap Vidal (à gauche) et Richards Bay (à droite) selon l'âge depuis perturbation

	Cap Vidal		Richards Bay	
	14 ans	27 ans	14 ans	27 ans
nombre d'espèce	24	39	26	26
% <i>Acacia karroo</i>	32,64	21,99	88,57	44,12
indice de Shannon H'	3,03	4,10	0,96	2,31
indice de Simpson D	0,18	0,09	0,79	0,32
expH' (espèces rares)	20,70	60,38	2,60	10,09
1/D (espèces très abondantes)	5,45	10,62	1,27	3,08
indice de Hill	0,26	0,18	0,49	0,31

Tableau 2 La diversité spécifique à Cap Vidal et Richards Bay selon l'âge depuis perturbation

B. ÉTUDE DE CERTAINS FACTEURS EN JEU A CAP VIDAL

1. Importance de l'azote sur la survie des plants

L'*Acacia karroo* est une espèce pionnière fixatrice d'azote. Or l'azote est souvent l'élément limitant pour la croissance des arbres. Le sol de Cap Vidal est constitué de sable pauvre, aussi, il est possible que ce soit l'azote qui joue un rôle significatif dans le ralentissement de la régénération forestière. Nous avons donc fourni de l'azote sous forme de granulés à des parcelles d'expérimentation à la fois au sein des corridors d'acacia et au sein de la forêt adjacente. La figure 15 présente le taux de mortalité au sein des corridors d'acacia pour trois espèces étudiées : *Acacia karroo*, *Celtis africana* et *Diospyros natalensis*. La Figure 16 présente les mêmes données pour les arbres plantés dans la forêt dunaire.

Dans la forêt, l'azote n'a pas d'effet sur les plants d'*Acacia karroo* et de *Diospyros natalensis*. Toutefois, les plants de *Celtis africana* ont un taux de mortalité plus élevé avec apport d'azote que sans. Mais la différence n'est pas significative, ainsi que le montre le résultat du test de Student présenté dans le tableau 3. En effet, p est supérieur à 5%, ce qui signifie que les différences observées ont 95% de probabilité d'être dues au hasard. Par contre, dans les corridors d'acacia, l'apport d'azote a un impact sur le taux de mortalité des plants. Ainsi, sur la figure 15, à la fois les plants d'*Acacia karroo* et de *Celtis africana* ont un taux de mortalité plus important sans azote. Pour *Diospyros natalensis*, le taux est plus élevé avec azote, mais la différence n'est pas significative ($p=0,447$). Nous pouvons considérer que l'azote n'a pas d'effet sur la mortalité de cette espèce. Certains émettent l'hypothèse que cette espèce fixe aussi l'azote.

	Corridor d'acacia		Forêt dunaire	
	T calculé	p	T calculé	p
<i>Acacia karroo</i>	-1,138	0,293	-0,105	0,920
<i>Celtis africana</i>	-4,041	0,005	2	0,086
<i>Diospyros natalensis</i>	0,805	0,447	0,147	0,887

Tableau 3 Test de significativité des taux de mortalité avec et sans apport d'azote dans les deux milieux étudiés à Cap Vidal pour les trois espèces étudiées (logiciel SPSS 10)

De fait, le tableau 3 montre que la seule différence significative est pour les plants de *Celtis africana* dans les corridors d'acacia, avec un p de 0,005. Cette espèce dépend beaucoup du taux d'azote disponible dans le sol. Toutefois, il semble que dans la forêt, le taux d'azote naturellement présent soit plus important puisque l'effet de l'apport d'azote est négligeable. Il existe peut-être aussi d'autres facteurs comme la teneur en eau du sol, pour expliquer que les plants de *Celtis africana* nécessitent un apport d'azote dans les corridors d'acacia. Toutefois, vue la non significativité des différences observées dans la forêt selon qu'il y ait apport d'azote ou non, et dans les corridors d'acacia (pour les plants d'*Acacia karroo* et pour *Diospyros natalensis*), nous allons considérer par la suite que l'azote n'a pas d'effet sur la mortalité des plants. Nous allons donc utiliser les données des parcelles avec apport d'azote au même titre que les données des parcelles sans apport d'azote.

Le deuxième facteur qui peut expliquer le ralentissement de la série progressive à Cap Vidal est l'impact des ongulés herbivores.

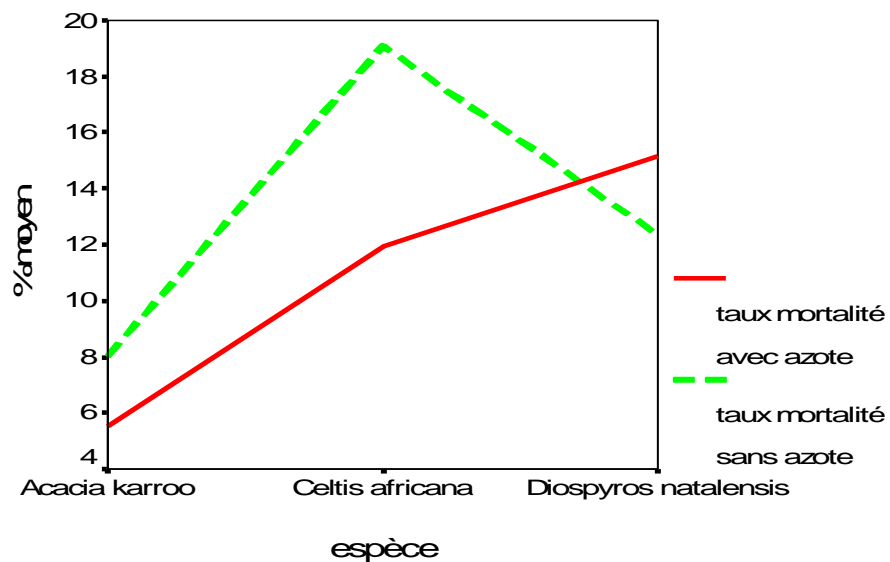


Figure 15 Impact de l'azote sur le taux de mortalité des *Acacia karroo*, *Celtis africana* et *Diospyros natalensis* à Cap Vidal dans les corridors d'acacia

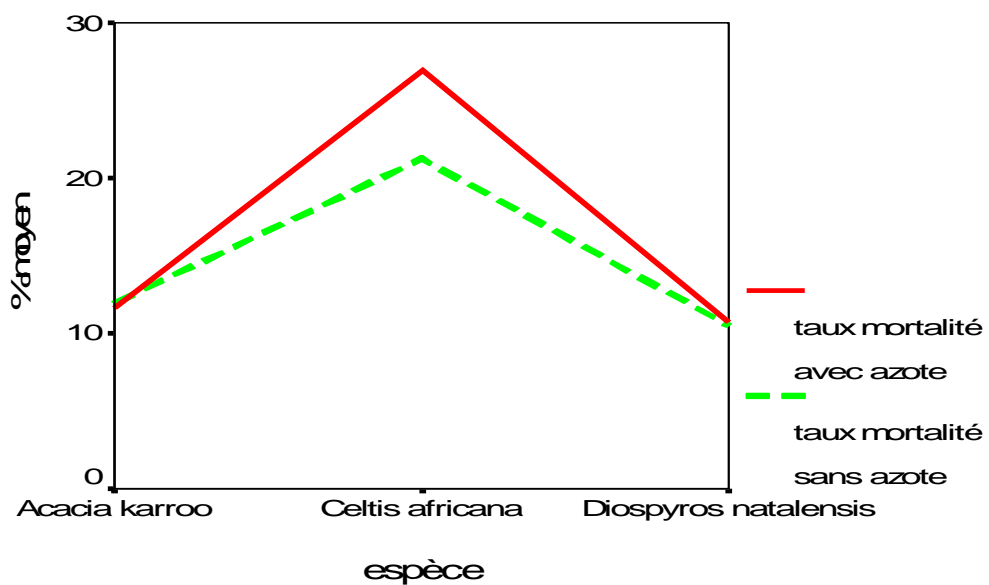


Figure 16 Impact de l'azote sur le taux de mortalité des *Acacia karroo*, *Celtis africana* et *Diospyros natalensis* à Cap Vidal dans la forêt dunaire

2. La pression d'herbivorie

Afin d'étudier la pression d'herbivorie, nous avons mis sous cage des parcelles expérimentales tandis que d'autres restaient ouvertes. Ces parcelles expérimentales étaient plantées avec trois espèces : *Acacia karroo*, *Celtis africana* et *Diospyros natalensis*. Nous avons ainsi pu mesurer le nombre de plants broutés ainsi que leur survie.

La figure 17 présente le taux d'abroutissement dans les deux milieux considérés au cours du temps. Nous remarquons que le taux d'abroutissement est supérieur dans les corridors d'acacia par rapport à la forêt. De plus, une nette variation saisonnière est marquée : l'abroutissement est plus important pendant l'hiver, période sèche de l'année, à la fois dans les corridors d'acacia et dans la forêt. *Diospyros natalensis* est l'espèce la moins susceptible d'être broutée dans les deux milieux. Par contre, *Celtis africana* est l'espèce la plus abroutie. Toutefois, dans les corridors d'acacia, en hiver, c'est alors l'*Acacia karroo* le plus brouté.

Dans la figure 18, le taux de mortalité suite à abroutissement est représenté au cours du temps pour les deux milieux considérés. Il ressort que *Celtis africana* est l'espèce la plus susceptible de mourir suite à un abroutissement, que ce soit dans la forêt ou dans les corridors d'acacia. De plus, le taux de mortalité suit l'allure générale de la courbe d'abroutissement, avec une hausse en saison sèche, avec toutefois un léger décalage dans le temps. Si le maximum d'abroutissement est en juin, le maximum de mortalité est en août. Il est probable que le taux de mortalité de *Celtis africana* soit bas en fin de période puisque le nombre de plant survivant est très faible. En août 2005, les *Acacia karroo* sont majoritaire dans les corridors d'acacia, aussi, ce sont eux qui sont le plus sujet à abroutissement.

Le taux de mortalité présenté en figure 19 tient compte de tous les plants présents sur les parcelles considérées, qu'ils aient été broutés ou non. Les parcelles non clôturées laissaient les animaux libres de choisir les plants qu'ils allaient brouter. Dans la forêt, la courbe est beaucoup plus irrégulière que dans les corridors d'acacia. Les trois espèces ne se distinguent que peu les unes des autres, le profil général est le même. Dans les corridors d'acacia, *Acacia karroo* est l'espèce qui a le taux de mortalité le plus bas, tandis que *Diospyros natalensis* a le plus élevé. Le tableau 4 présente la part de la mortalité due à l'abroutissement pour les trois espèces dans les corridors d'acacia et le tableau 5 le même pourcentage pour les espèces dans la forêt.

	mars-04	mai-04	juin-04	août-04	sept-04	févr-05	mai-05	août-05
<i>Celtis africana</i>	0,00	28,57	60,00	71,43	83,33	60,00	0,00	0,00
<i>Diospyros natalensis</i>	0,00	0,00	0,00	66,67	36,36	0,00	40,00	0,00
<i>Acacia karroo</i>	0,00	0,00	0,00	75,00	28,57	100,00	25,00	75,00

Tableau 4 Part de la mortalité due à l'abroutissement en % dans les corridors d'acacia de Cap Vidal

	mars-04	mai-04	juin-04	août-04	sept-04	févr-05	mai-05	août-05
<i>Celtis africana</i>	0,00	2,78	23,08	40,63	25,00	57,14	0,00	33,33
<i>Diospyros natalensis</i>	0,00	0,00	0,00	2,44	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Acacia karroo</i>	0,00	7,14	0,00	9,68	100,00	0,00	9,09	20,00

Tableau 5 Part de la mortalité due à l'abroutissement en % dans la forêt dunaire de Cap Vidal

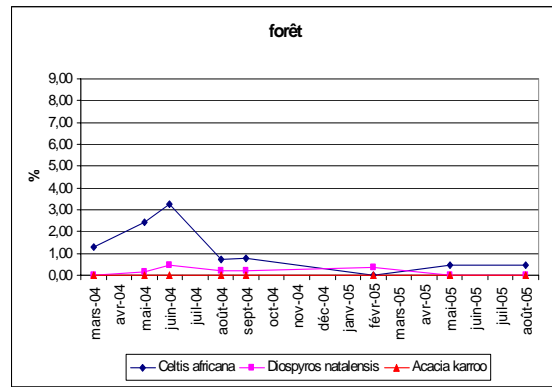
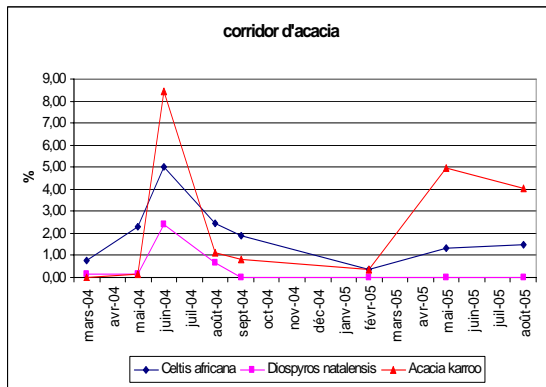


Figure 17 Taux d'abroustissement dans deux milieux différents à Cap Vidal

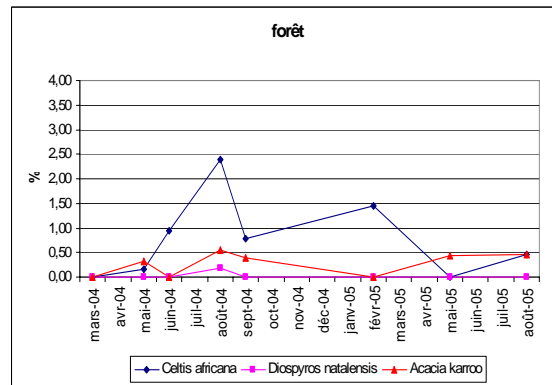
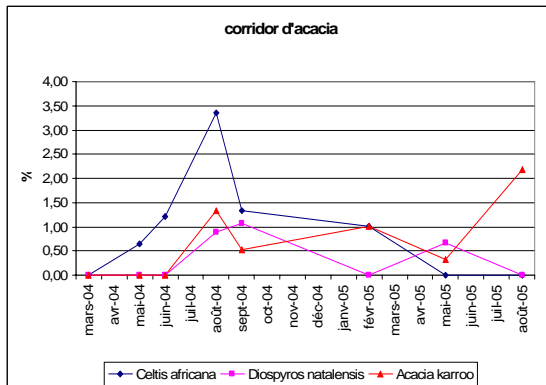


Figure 18 Taux de mortalité hors cage lié à l'abroustissement dans deux milieux à Cap Vidal

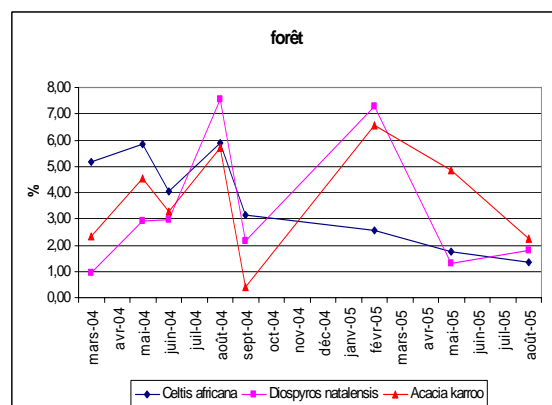
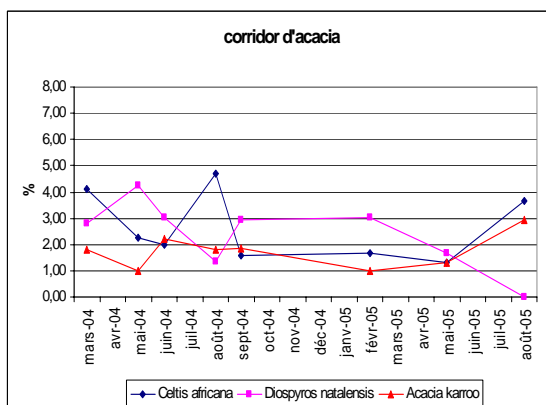


Figure 19 Taux de mortalité global hors cage à Cap Vidal

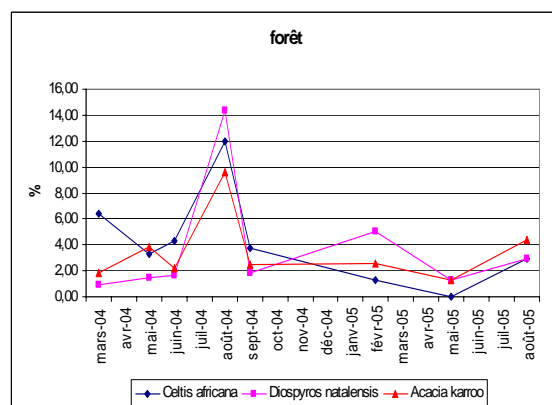
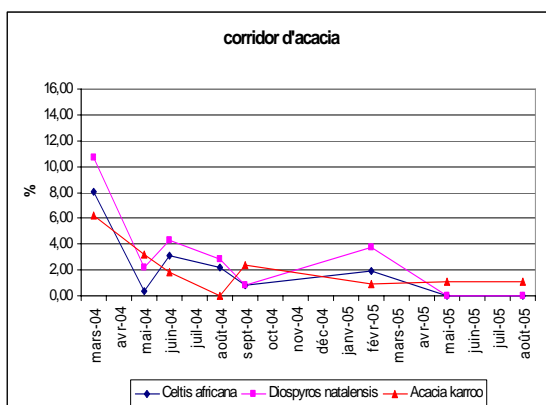


Figure 20 Taux de mortalité hors facteur abroustissement à Cap Vidal dans les corridors d'acacia et dans la forêt

Ces deux tableaux mettent en évidence l'importante part de l'abrouissement dans la mortalité des plants dans les corridors d'acacia. En effet, ce pourcentage atteint 100% pour les plants d'*Acacia karroo* en février. Toutefois, il est intéressant de noter que la part de l'abrouissement dans la mortalité est plus précoce pour les plants de *Celtis africana* que pour les deux autres espèces, tous milieux confondus. Les herbivores semblent d'abord consommer cette espèce puis brouter les autres par la suite, probablement lorsque les *Celtis africana* ne présentent plus de feuille. Enfin, le pourcentage de mortalité dû à l'abrouissement est plus important dans les corridors d'acacia que dans la forêt. L'effet de l'abrouissement se fait donc plus ressentir dans ce milieu.

Enfin la figure 20 présente le taux de mortalité sous cage, c'est-à-dire hors facteur abrouissement, dans les corridors d'acacia et dans la forêt pour les trois espèces considérées. Dans les corridors d'acacia, la mortalité est importante initialement, suite au choc de la transplantation, puis elle diminue et reste constante aux environs de 2% pour les trois espèces. Par contre, dans la forêt, un pic de mortalité a lieu en août, en pleine saison sèche. Il est possible que le stress hydrique en forêt à cette période soit trop important. Il existe donc une réelle différence entre le taux de mortalité naturelle et le taux de mortalité lorsque les plants sont soumis à une pression d'herbivorie au sein des corridors d'acacia. Par contre, au sein de la forêt, il semble que les conditions naturelles jouent un rôle plus important en ce qui concerne la survie des plants des trois espèces étudiées.

Il existe donc un lien entre la mortalité observée sur les plants et la pression d'herbivorie. Mais existe-t-il aussi un lien entre le nombre d'abrouissement que la plante subit et son taux de mortalité ?

3. Importance du taux d'abrouissement sur la survie des plants

La figure 21 présente, pour chacune des trois espèces étudiées et au sein des deux milieux, le taux de mortalité en fonction du nombre d'abrouissement. Par exemple, pour les plants *Acacia karroo*, 12% des arbres morts sont morts suite à un abrouissement. Il existe une différence entre la mortalité dans la forêt et celle dans les corridors d'acacia. De plus, il existe aussi une nette différence entre la mortalité suite à un abrouissement et la mortalité suite à plus d'un abrouissement. Les ligneux qui meurent suite à abrouissement meurent généralement suite à un seul abrouissement. Dans les corridors d'acacia, les plants d'*Acacia karroo* et de *Celtis africana* présentent une même sensibilité à l'abrouissement. Les plants de *Diospyros natalensis* résistent mieux à l'abrouissement. Par contre, dans la forêt, ce sont les plants de *Celtis africana* qui sont les plus sensibles.

Si l'abrouissement est un impact direct et mesurable des herbivores sur les ligneux, il existe aussi un phénomène d'écrasement. De nombreuses parcelles dans les corridors d'acacia sont régulièrement piétinées et traversées par des animaux. L'impact sur la croissance des plants et leur survie est non négligeable. Ainsi, les plants d'*Acacia karroo* semblent résister mieux à un piétinement que les plants de *Celtis africana* (observations personnelles).

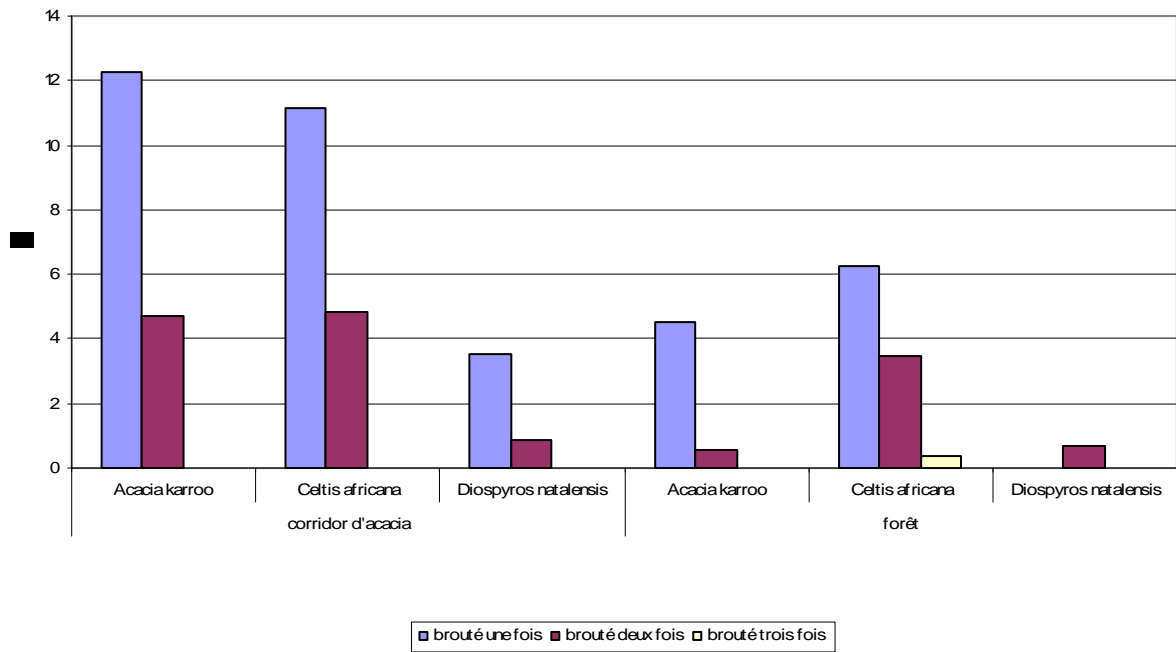


Figure 21 Taux d'arbre mort suite à un, deux ou trois abrouissement et selon l'espèce

C. LA DENSITE D'HERBIVORES A CAP VIDAL

Afin de déterminer si les animaux ont un impact sur les ligneux dans les corridors d'acacia qu'ils ne pas dans la forêt, nous avons calculé des indices kilométriques d'abondance pour ces deux milieux afin de disposer d'un indicateur de la densité de population. Les observations se font tout d'abord sur la piste Mvugu, puis selon deux transects, l'un dans un corridor d'acacia, l'autre dans la forêt. La figure 22 est une carte de la piste Mvugu avec les observations d'animaux représentées. Il existe une claire concentration d'animaux aux abords du lac Bhangazi. Ceci induit un biais important dans l'observation, en augmentant le nombre d'animaux rencontré dans le milieu de bord de lac, soit la forêt. De plus, le lac crée un gradient de population d'ongulé orienté est-ouest, c'est-à-dire selon la même direction que la piste Mvugu. Or idéalement, il faut que les observations se fassent perpendiculairement au gradient de densité si il existe. C'est pour cela que nous avons par la suite défini des transects. De plus, la piste Mvugu emprunte plus la forêt que les corridors d'acacia, aussi l'effort réalisé dans les deux milieux n'est pas le même. Nous avons donc augmenté le trajet dans les corridors d'acacia afin de tenter de rétablir l'équilibre. Toutefois, la distance parcourue dans la forêt reste beaucoup plus importante que celle parcourue dans les corridors d'acacia : 1660 mètres dans la forêt contre 972 mètres dans les corridors, ce qui renforce l'intérêt des transects. Néanmoins, malgré les inconvénients de l'utilisation de la piste Mvugu, la figure 22 fait ressortir une densité d'animaux plus importante dans les corridors d'acacia, abstraction faite de la zone proche du lac.

Les indices kilométriques d'abondance de la figure 23 sont calculés pour les transects, ainsi que pour les deux milieux étudiés. Dix répétitions ont été réalisées. Il existe une différence entre la forêt et les corridors d'acacia. En effet, l'indice kilométrique d'abondance est de 4 individus au kilomètre dans les corridors d'acacia, il passe à 0,9 dans la forêt. Toutefois, la strate herbacée est parfois dense en forêt, ce qui limite le champ de vision. Ceci peut entraîner une sous-estimation du nombre d'animaux présent, en particulier du nombre de *Cephalophus natalensis*, espèce de petite taille. Les deux espèces les plus courantes sont les céphalophes (*Cephalophus natalensis*) et les guibs harnachés (*Tragelaphus scriptus*) ainsi que le montre le tableau 6. Occasionnellement, des koudous (*Tragelaphus streptoceros*) et des cobs à croissant (*Kobus ellipsiprymnus*) sont aussi présents, mais il semble qu'il ne soit présent que dans les corridors d'acacia.

	IK acacia	IK forêt
céphalophe	23,64	6,15
koudou	1,82	0
guib harnaché	12,73	3,08
cob à croissant	1,82	0

Tableau 6 Indices kilométriques d'abondance par animal pour les deux habitats à Cap Vidal (animal/km)

Les figures 22 et 23 montrent donc qu'il y a une nette différence entre la forêt et les corridors d'acacia pour ce qui est des ongulés herbivores. Il semble que les animaux utilisent préférentiellement les corridors d'acacia à la fois pour se déplacer et pour se nourrir. La forêt n'est qu'un lieu de passage lors de déplacement vers le lac Bhangazi par exemple. Boyes L. poursuit l'étude pendant encore un an et la densité d'herbivores va être mesurée pour chaque saison. Les données présentées ici portent sur l'hiver. Il est possible en effet que la répartition des animaux change au cours de l'année selon la disponibilité des aliments.

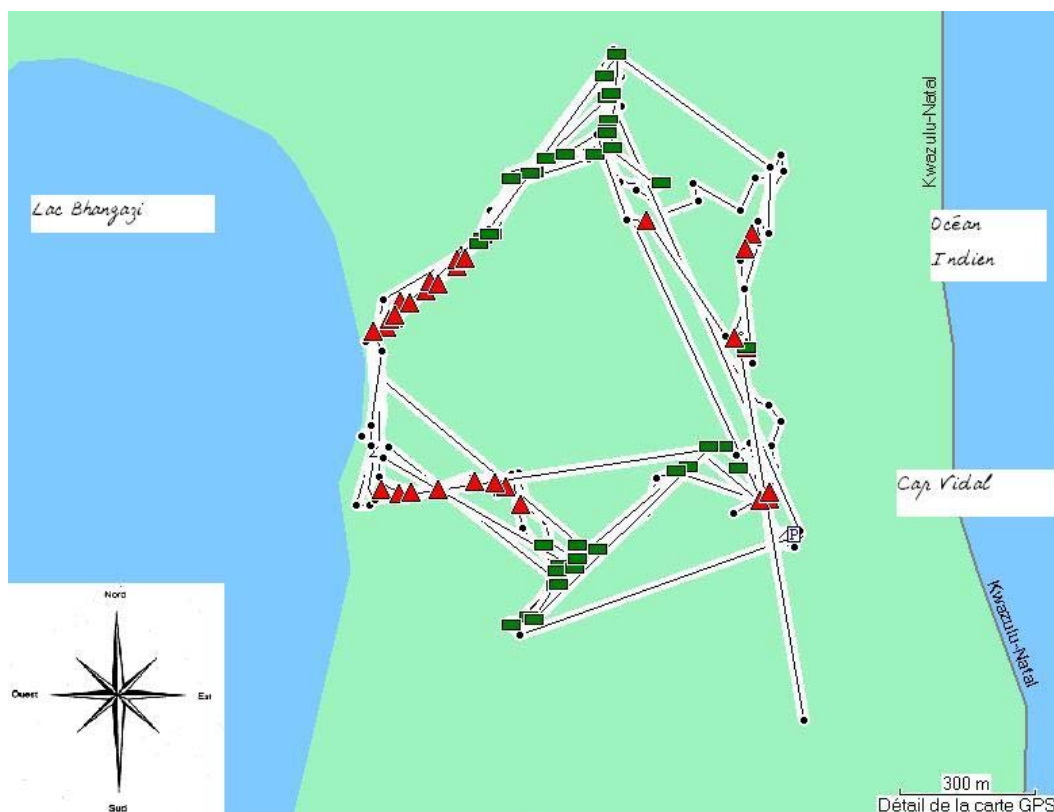


Figure 22 Localisation des observations d'animaux le long de la piste Mvugu, Cap Vidal. Triangle rouge: dans la forêt, rectangle vert, dans les corridors d'acacia.

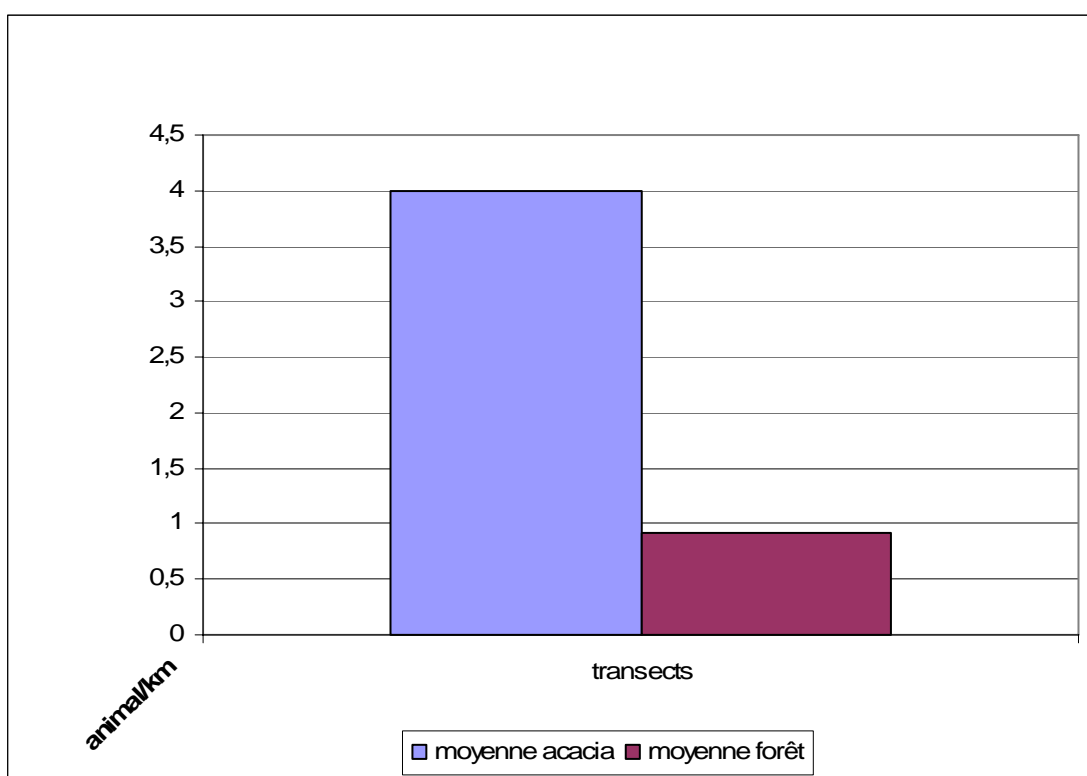


Figure 23 Les indices kilométriques d'abondance sur les transects selon le milieu à Cap Vidal

D. DISCUSSION

La bande côtière du KwaZulu Natal est couverte de forêt dunaire typique de la région. Toutefois, des perturbations d'ordre anthropique, en particulier suite aux pratiques culturelles d'abattis brûlis, ont conduit dans certaines zones, comme Cap Vidal, à la perte de la forêt originelle. Depuis 50 ans, la réserve forestière de Cap Vidal est exempte de toute présence humaine. Selon différents auteurs (Weisser et Müller, 1983, von Maltitz *et al.*, 1996, Camp et Weisser, 1991, Weisser et Marques, 1979), il existe une voie de régénération forestière par l'*Acacia karroo* qui assure le retour à de la forêt dunaire en 30 à 70 ans. L'*Acacia karroo* est une espèce pionnière qui envahi les friches et les zones ouvertes. En 25 à 60 ans (Weisser et Marques, 1979), une zone dunaire couverte d'herbacées se transforme en une forêt d'*Acacia karroo* matures. Puis les arbres meurent et tombent, ce qui ouvre des chablis et permet à d'autres espèces de croître. Progressivement, les espèces forestières s'installent. Toutefois, sur le site de Cap Vidal, il semble que la succession soit ralentie ou perturbée puisque, après 50 ans, des formations monospécifiques d'*Acacia karroo* sont encore présentes dans la forêt. Situées entre les dunes, ces formations forment des bandes d'une largeur variant de 50 à 150 mètres. Elles sont orientées est-ouest entre le lac Bhangazi et l'océan Indien. Leur diversité spécifique en fait des formations totalement différentes de la forêt dunaire adjacente. En effet, l'indice de Hill des corridors d'acacia est de 0,35 alors que pour la forêt, il est de 0,25, ce qui indique une diversité plus importante au sein de la forêt. De plus, la forêt compte 7 espèces très abondantes contre 2 pour les corridors d'acacia. Enfin, la forêt compte de nombreuses espèces rares (29) alors que les corridors d'acacia en contiennent peu (6).

À l'inverse, sur le site de Richards Bay, une compagnie minière exploite les dunes depuis 1978 et assure leur réhabilitation. Il semble que la succession forestière par l'*Acacia karroo* soit efficace. Les parcelles de 27 ans ne sont pas des formations monospécifiques d'*Acacia karroo* mais une diversité d'espèces forestières s'installe progressivement ainsi que le veut la théorie. En 27 ans, 10 espèces rares sont présentes, et les *Acacia karroo* ne représentent plus que 44% des arbres (contre 88% sur des parcelles de 14 ans). Les parcelles de Richards Bay ne présentent pas de formations monospécifiques d'*Acacia karroo* en leur sein, les *Acacia karroo* sont majoritaires en début de série puis laissent place aux espèces forestières.

La comparaison entre le site de Cap Vidal et le site de Richards Bay, situé plus au sud sur la côte est de l'Afrique du Sud, permet de mettre en évidence une différence dans le rythme de succession. En effet, à Richards Bay, les changements dans la composition spécifique semblent plus rapides qu'à Cap Vidal. Selon Camp et Weisser (1991), la croissance observée sur des parcelles exploitées est plus rapide que la croissance sur des friches ou des prairies. De plus, Lubke *et al.* (1996), il y a amélioration de la composition du sol des parcelles minées et réhabilitées de Richards Bay. Il est donc possible que la différence observée entre les sites soit en partie due à l'amélioration de la qualité du sol à Richards Bay. Ceci peut être dû à l'aération du sol lors du remodelage des dunes, mais aussi à la mise en place de barrière coupe-vent et au semis d'espèce de couverture. Néanmoins, les dunes à Cap Vidal sont naturellement moins exposées que celles que Richards Bay. De plus, l'exploitation minière couvre des surfaces plus importantes que les surfaces couvertes par les *Acacia karroo* à Cap Vidal (Camp et Weisser, 1991). Aussi, les conditions semblent moins favorables à Richards Bay qu'à Cap Vidal. Il semble donc qu'un autre facteur soit en jeu pour expliquer le ralentissement observé sur la série progressive à Cap Vidal.

De nombreux auteurs ont mis en évidence l'impact des ongulés herbivores sur les ligneux (Rohner et Ward, 1999, Cabin *et al.*, 2000, Shaw *et al.*, 2002, Asquith *et al.*, 1997). De plus, de nombreuses espèces d'arbre, dont l'*Acacia karroo*, utilisent les herbivores afin d'améliorer le taux de germination de leurs graines. En effet, Rohner et Ward (1999) ont démontré que les graines d'acacia (*Acacia tortilis* et *Acacia raddiana*) avaient un taux de germination nettement supérieur lorsqu'elles avaient été consommées par des herbivores. De fait, les gousses ont une forte teneur en protéine ce qui attire les animaux. En plus d'améliorer la germination, les animaux assurent aussi la dispersion des graines. À Richards Bay, la densité d'animaux sauvages est très faible. Les chercheurs travaillant sur les parcelles réhabilitées ne voient pratiquement aucun animal (communication personnelle). À l'inverse, à Cap Vidal, les herbivores sont nombreux, la forêt faisant partie d'une réserve. Ces herbivores brouteurs (*Cephalophus natalensis*, *Tragelaphus scriptus*, *Tragelaphus strepticros* et *Kobus ellipsiprymnus*) sont principalement présents dans les corridors d'acacia.

Les expériences d'exclusion démontrent que les herbivores ont un impact sur la survie des plants. En effet, en un an, l'abroustissement entraîne la mort de 12% des *Acacia karroo*, 11% des *Celtis africana* et 4% des *Diospyros natalensis* dans les corridors d'acacia. Si l'on suppose que les arbres mettent 4 ans (estimation personnelle) pour atteindre une taille suffisante pour être hors d'atteinte des herbivores, cela implique donc que 48% des *Acacia karroo*, 44% des *Celtis africana* et 16% des *Diospyros natalensis* seront morts du fait des herbivores. D'autre part, un arbre brouté peut être plus sensible aux microbes et champignons. Ainsi, l'abroustissement peut favoriser l'infection des plants et donc augmenter leur mortalité. De plus, le plus fort abroustissement a lieu à la saison sèche, lorsque les arbres vont subir en plus un stress hydrique. De plus, la floraison des *Celtis africana* a lieu de août à octobre, alors que pour les *Acacia karroo* et les *Diospyros natalensis*, elle n'a lieu que à partir d'octobre. Aussi, cette première espèce est d'autant plus sensible à un abroustissement important de juin à août. Cela aura un impact important sur la suite de la croissance de l'arbre mais aussi sur le recrutement dans cette espèce.

D'autre part, une part importante de la mortalité observée sur les plants des trois espèces citées est due à l'abroustissement, en particulier dans les corridors d'acacia. Durant la saison sèche, il semble donc que l'abroustissement joue un rôle important dans la survie des plants. Toutefois, d'autres facteurs peuvent aussi expliquer ce ralentissement de la série progressive observé à Cap Vidal. En effet, l'effet du climat n'a pas été étudié. Il est possible que celui-ci n'ait pas permis l'établissement des espèces forestières plus sensibles. En effet, si les 50 dernières années ont été sèches, ou avec des périodes de sécheresse très prononcée, les espèces forestières n'ont donc pas pu trouver les conditions nécessaires à leur survie et à leur croissance. De plus, la composition du sol joue aussi peut-être un rôle important dans la vitesse et la réalisation de la régénération forestière. Ainsi, si à la fois le climat et le sol s'ajoutent à l'effet des herbivores sur les ligneux, les espèces forestières ont peu de chance de s'établir et de croître. Une étude plus longue dans le temps mais aussi couvrant d'autres aspects pourrait permettre d'affiner la compréhension du phénomène en jeu à Cap Vidal.

CONCLUSION

Le résultat des expériences menées à Cap Vidal et Richards Bay montre clairement qu'il existe des différences entre ces deux sites. Si l'un, Richards Bay, semble évoluer selon la voie de l'*Acacia karroo*, l'autre, Cap Vidal, semble arriver à une impasse ou à un ralentissement de la série progressive. Les deux sites sont localisés dans des zones similaires et les conditions climatiques sont pratiquement identiques. Toutefois, à Richards Bay, l'homme intervient afin de faciliter la régénération, le sol a été déplacé et un ajout de semences est assuré. À Cap Vidal, la nature seule assure le passage d'une friche agricole à une forêt dunaire. Or en 50 ans, des différences persistent entre les dunes, couvertes d'une forêt dunaire, et les espaces entre les dunes, couverts eux d'*Acacia karroo*. Les corridors d'acacia sont des formations spécifiques, différentes de la forêt dunaire de Cap Vidal mais aussi de la forêt dunaire de Richards Bay. Ces formations se rapprochent de ce que doit être la végétation en début de série progressive : des *Acacia karroo* majoritaires et une strate arbustive peu variée.

L'impact des herbivores sauvages à Cap Vidal est non négligeable, surtout si l'on considère qu'en plus de brouter, les animaux piétinent aussi les plants. Les hippopotames, présents dans le lac proche de la forêt, agissent surtout par ce biais sur les ligneux. Les herbivores plus légers sont aussi plus nombreux dans la forêt de Cap Vidal qu'ils utilisent à la fois pour se nourrir et pour se déplacer. La densité d'animaux plus importante dans les corridors d'acacia que dans la forêt dunaire adjacente laisse supposer que les herbivores utilisent préférentiellement les espaces entre les dunes. Orientés est-ouest, les corridors sont une voie de passage privilégiée vers le lac Bhangazi. L'abrutissement provoque la mort de certains plants, mais aussi un ralentissement de la croissance. De plus, l'abrutissement a lieu majoritairement en saison sèche, période où les arbres sont déjà fragilisés suite à un manque d'eau.

Ainsi, les herbivores sauvages constituent une différence importante entre les écosystèmes considérés (Cap Vidal et Richards Bay). Toutefois, il est possible que d'autres facteurs non envisagés dans cette étude jouent un rôle dans la succession forestière en œuvre à Cap Vidal. Aussi, bien qu'il apparaisse que les ongulés sauvages de Cap Vidal sont responsables d'une part importante de la mortalité des ligneux dans les corridors d'acacia et donc probablement, qu'ils sont responsables pour une part non négligeable du ralentissement de la série progressive, il faut toutefois considérer l'écosystème dans son ensemble et tenir compte de facteurs comme le climat ou même l'impact des insectes herbivores. Cette étude nous permet de conclure que les herbivores jouent un rôle important dans le ralentissement de la régénération de Cap Vidal, mais non exclusif. D'autres facteurs sont peut-être en jeu et d'autres études, portant à la fois sur d'autres facteurs et sur une période de temps différentes pourraient permettre de répondre plus complètement à la question de la régénération forestière à Cap Vidal.

Bibliographie

Asquith N.M., Wright S.J., Clauss M.J., 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forest? Evidence from Panama Ecology, **78**, 941-946

Augustine D.J., McNaughton S.J., 2004. Regulation of shrubs dynamics by native browsing ungulates on East African rangeland Journal of Applied Ecology, **41**, 45-58

Avis A. M., Lubke R. A., 1996. Dynamics and succession of coastal dune vegetation in the Eastern Cape, South Africa Landscape and Urban Planning **34**, 237-254

Boyes L., 2004. Regeneration failure and the Acacia karroo successional pathway in coastal dune forests in KwaZulu-Natal, South Africa mémoire, université du KwaZulu-Natal, Pietermaritzburg, Afrique du Sud, 40 pp

Bredenkamp G., Granger J.E., Van Rooyen N, 1996. Moist sandy highveld grassland in *Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland A companion to the vegetation map of South Africa, Lesotho and Swaziland* Eds Low A.B. & Rebelo A.T.G. Department of Environmental Affairs and Tourism, Pretoria, Afrique du Sud.

Brown D., 1992. Estimating the composition of a forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods Canadian Journal of Botany, **70**, 1603-1612

Cabin R.J., Weller S.G., Lorence D.H., Flynn T.W., Sakai A.K., Sandquist D., Hadway L.J., 2000. Effects of long-term ungulate exclusion and recent alien species control on the preservation and restoration of a Hawaiian tropical dry forest Conservation Biology, **14**, 439-453

Camp P., Weisser P.J., 1991. Dune rehabilitation, flora and plant succession after mining at Richards Bay, South Africa in: *Everard D.A., von Maltitz G.P., 1991. Dune forest dynamics in relation to land use practices*, Pretoria, 106-123

Department of Water Affairs and Forestry, 2003. Classification system for South African Indigenous Forest Document pdf disponible en ligne sur le site:
<http://www.dwaf.gov.za/Forestry/docs/ForestClassificationJul03.asp>

Duncan R.S., Chapman C.A., 2002. Limitations of Animal Seed Dispersal for Enhancing Forest Succession on Degraded Lands in: *Levey D.J., Silva W.R., Galetti M. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, CAB International, Wallingford, UK, pp. 437-450

Eckblad J.W., 1991. How many samples should be taken? BioScience, **41**, 346-348

Fa J.E., Purvis A., 1997. Forest mammals: a comparison with neotropical species Journal of Animal Ecology, **66**, 98-112

Felley K.J., Terborgh J.W., 2005. The effects of herbivore density on soil nutrients and tree growth in tropical forest fragments Ecology (in press)

Fenner M., Thompson K., 2005. Soil seed banks in: *The ecology of seeds*, Cambridge University Press, Cambridge 76-96

Gordon I.J., Hester A.J., Festa-Bianchet M., 2004. The management of wild life herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives Journal of Applied Ecology, **41**, 1021-1031

Haukioja E., Koricheva J., 2001. Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants Evolutionary Ecology, **14**, 551-562

Kay C.E., 1995. Browsing by native ungulates: effects on shrubs and seed production in the Greater Yellowstone Ecosystem in: Roundy, Bruce A.; McArthur, E. Durant; Haley, Jennifer S.; Mann, David K., comps. 1995. *Proceedings: wildland shrub and arid land restoration symposium; 1993 October 19-21; Las Vegas, NV*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station

Leis S.A., Engle D.M., Leslie D.M. Jr., Fehmi J.S., Kretzer J., 2003. Comparison of vegetation sampling procedures in a disturbed mixed-grass prairie Proceedings of the Oklahoma Academy of Science, **83**, 7-15

Lubke R.A., Avis A.M., Moll J.B., 1996. Post-mining of coastal sand dunes in Zululand, South Africa Landscape and Urban Planning **34**, 335-345

MacDevette D.R., 1989. The Vegetation and Conservation of the Zululand Coastal Dunes EASD Report 89/1, Cape Town, Afrique du Sud

MacDevette D.R., MacDevette D.K., Gordon I.G. & Bartholomew R.L.C., 1989. Floristics of the Natal Indigenous Forests In Geldenhuys C.J. (Ed.) *Biogeography of the Mixed Evergreen Forests of Southern Africa*. Occasional Report No. 45. Foundation For Research Development. Pretoria. Afrique du Sud

MacDevette D.R., 1992. The woody Vegetation of the Zululand Coastal Dunes In *South African Forestry Handbook*. Southern African Institute of Forestry, Pretoria, Afrique du Sud

McNaughton S.J., Georgiadis N.J., 1986. Ecology of African grazing and browsing mammals Annual Review of Ecology and Systematics, **17**, 39-65

Mentis M.T., Ellery W.N., 1994. Post-mining rehabilitation of dunes on the north-east coast of South Africa South African Journal of Science, **90**, 69-74

Mentis M.T., Ellery W.N., 1998. Environmental effects of mining coastal dunes: conjectures and refutations South African Journal of Science, **94**, 215-222

Midgley J., 1999. Recruitment bottlenecks in South African forests: patterns and processes *Natural forests and savanna woodlands symposium II*, Towards sustainable management based on scientific understanding of forests and woodlands, 5-9 sept. 1999

Pooley E., 2003. The complete field guide to trees of Natal Zululand and Transkei Eds Henessy E., Williams R., Natal Flora Publications Trust, Durban, Afrique du Sud, 512 pp

Rohner C., Ward D., 1999. Large Mammalian Herbivores and the Conservation of Arid *Acacia* Stands in the Middle East Conservation Biology, **13**, 1162-1171

Rust I.C., Illenberger W.K., 1996. Coastal dunes: sensitive or not? Landscape and Urban Planning **34**, 165-169

Seabloom E.W., Richards S.A., 2003. Multiple stable equilibria in grasslands mediated by herbivore population dynamics and foraging behavior Ecology, **84**, 2891-2904

Shaw M.T., Keesing F., Ostfeld R.S., 2002. Herbivory on *Acacia* seedlings in an East African savanna Oikos, **98**, 385-392

Sheil D., 1995. A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo forest, Uganda Forest Ecology and Management, **77**, 11-34

Shmida A., Whittaker R.R., 1981. Pattern and biological microsite effects on two shrub communities, Southern California Ecology, **62**, 234-251

Skoglund J., 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems Journal of vegetation Science, **3**, 357-360

Smith T.M., Goodman P.S., 1986. The effect of competition on the structure and dynamics of *Acacia* savannas in Southern Africa The Journal of Ecology, **74**, 1031-1044

Smith T.M., Goodman P.S., 1987. Successional dynamics of an *Acacia nilotica* – *Euclea divinorum* savanna in Southern Africa The Journal of Ecology, **75**, 603-610

Stohlgren T.J., Falkner M.B., Schell L.D., 1995. A Modified-Whittaker nested vegetation sampling method Vegetatio, **117**, 113-121

Styles C.V., Skinner J.D., 2000. The influence of large mammalian herbivores on growth form and utilization of mopane trees, *Colophospermum mopane*, in Botswana's Northern Tuli game reserve African Journal of Ecology, **38**, pp. 95-101.

ter Heerdt G.N., Verweij G.L., Bekker R.M., Bakker J.P., 1996. An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving Functional Ecology, **10**, 144-151

van Aarde R.J., Ferreira S.M., Kritzing J.J., 1996 Successional changes in rehabilitating coastal dune communities in northern KwaZulu/Natal, South Africa Landscape and Urban Planning **34**, 277-286

van Aarde R.J., Smit A.M., Claassens A.S., 1998. Soil Characteristics of Rehabilitating and Unmined Coastal Dunes at Richards Bay, KwaZulu-Natal, South Africa Restoration Ecology, **6**, 102-111

van de Koppel J., Prins H.H.T., 1998. The importance of herbivore interactions for the dynamics of African savanna woodlands: an hypothesis Journal of Tropical Ecology, **14**, 565-576

von Maltitz G.P., van Wyk G.F., Everard D.A., 1996. Successional pathways in disturbed coastal dune forest on the coastal dunes in north-east KwaZulu-Natal, South Africa South African Journal of Botany, **62**, 188-195

Wassenaar T., van Aarde R., 2005. The Ecology of Coastal Dune Forest Restoration Université of Pretoria, Afrique du Sud, 56 pp

Weiermans J., van Aarde R.J., 2003. Roads as ecological edges for rehabilitating coastal dune assemblages in Northern KwaZulu-Natal South Africa Restoration Ecology, **11**, 43-49

Weisser P.J., Marques F., 1979. Gross vegetation changes in the dune area between Richards Bay and the Mfolozi River, 1937-1974 Bothalia, **12**, 711-721

Weisser P.J., Müller R., 1983. Dune vegetation dynamics from 1937 to 1976 in the Mlalazi-Richards Bay area of Natal, South Africa Bothalia, **14**, 661-667

West A., Bond W., Midgley J., 1999a. Dune forest succession on old lands: implications for post-mining restoration *Natural forests and savanna woodlands symposium II*, Towards sustainable management based on scientific understanding of forests and woodlands, 5-9 sept. 1999

West A., Bond W., Midgley J., 1999b. Hunting for human historical impacts in forest ecosystems: patterns and processes *Natural forests and savanna woodlands symposium II*, Towards sustainable management based on scientific understanding of forests and woodlands, 5-9 sept. 1999

Whittaker R.J., 1966. Forest dimension and production in the Great Smoky mountains Ecology, **47**, 103-121

Whittaker R.J., Niering W.A., 1965. Vegetation of the Santa Catalina mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope Ecology, **46**, 429-452

Young T.P., Okello B., Kinyua D., Palmer T., 1998. KLEE: a long-term multi-species herbivore exclusion experiment in Laikipia, Kenya African Journal of Range and Forage Science, **14**, 92-104

Annexes

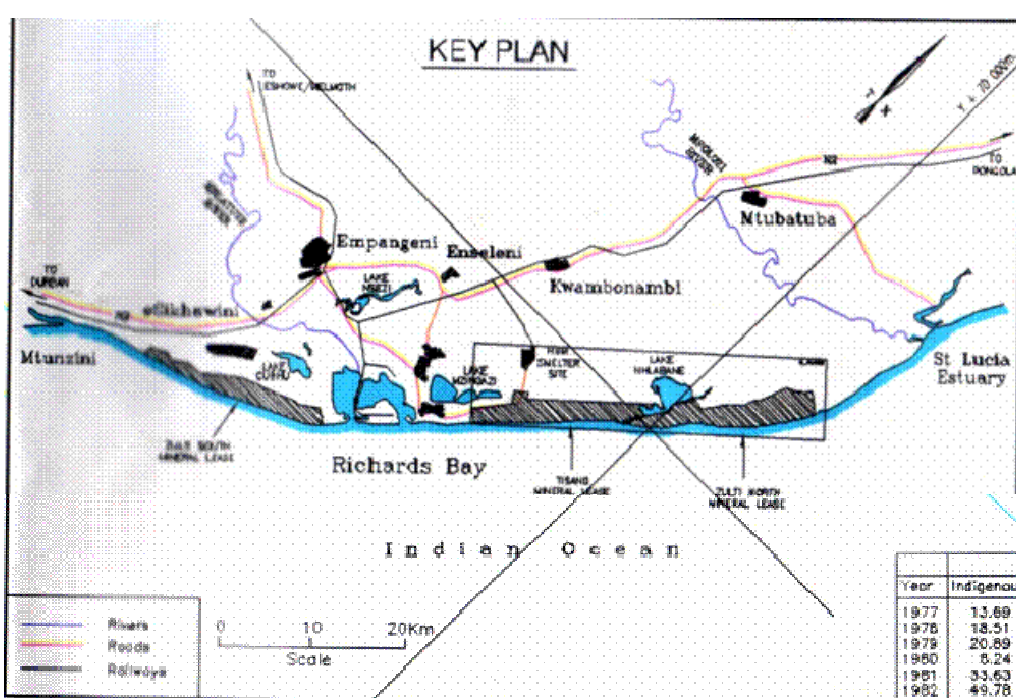
Annexe 1 : Carte de la province du KwaZulu Natal	40
Annexe 2 : Carte du site de Richards Bay	41
Annexe 3 : Carte du Greater Saint Lucia Wetlands Park	43
Annexe 4 : Photographie aérienne du site de Cap Vidal	44
Annexe 5 : Analyse de sol, corridor d'acacia et forêt à Cap Vidal	45
Annexe 6 : Composition de la solution d'Hoaglands	46

Annexe 1 : Carte de la province du KwaZulu Natal



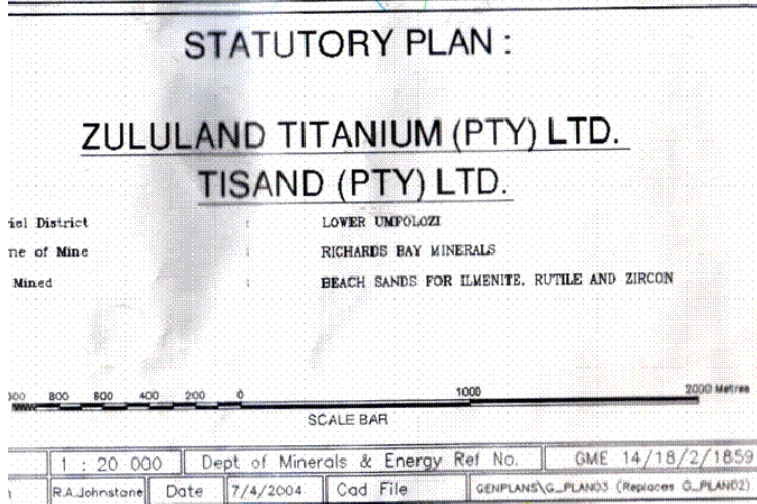
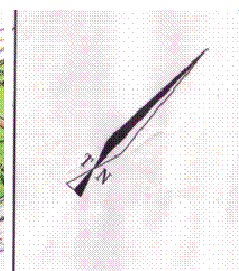
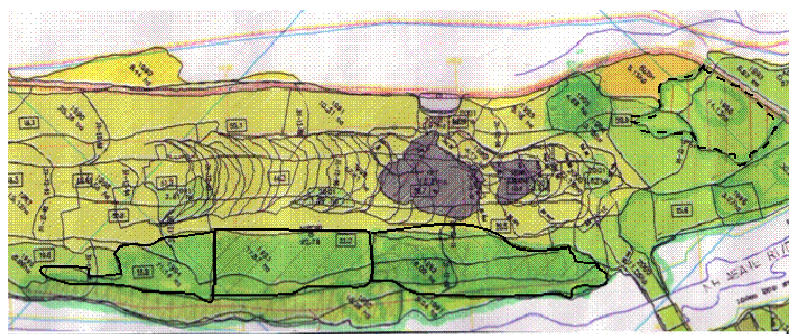
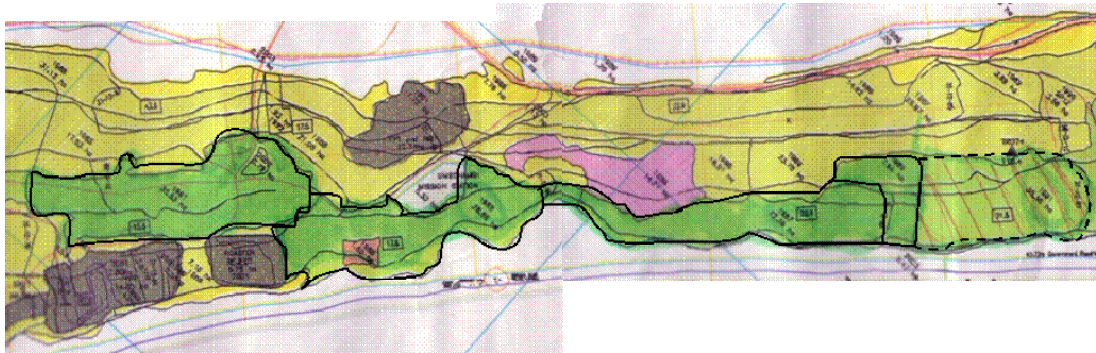
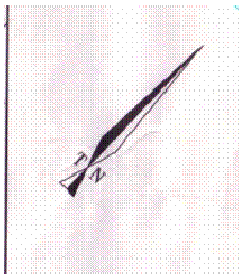
Annexe 2 : Carte du site de Richards Bay

Carte fournie par Richards Bay Minerals



REHABILITATED AREAS

Year	Tsandvlei Areas (Ha.)				Zulu North Areas (Ha.)		Totals
	Indigenous	Commercial	Grassland	Coconut	Indigenous	Commercial	
1977	13.69						13.69
1978	18.51						18.51
1979	20.89						20.89
1980	8.24						8.24
1981	33.63	4.33					37.96
1982	49.78	22.26					72.04
1983	50.20						50.20
1984	6.34	13.85					20.19
1985	1.40	54.62					56.02
1986	28.66	47.67					76.33
1987	22.36	25.87					48.23
1988		78.87	14.27	1.60			94.74
1989	12.53	62.11					74.64
1990	18.38	56.70					75.08
1991	49.85	67.06					116.91
1992	16.02	31.32			11.30		58.64
1993	24.79	55.58			2.80	19.66	102.92
1994	32.08				1.77		33.85
1995	7.80	47.43			26.80	4.90	89.93
1996	37.39	38.46			6.96	17.06	99.87
1997	36.07	58.94			0.46	18.27	113.74
1998	7.34	50.29			12.28	8.28	78.19
1999		97.88			14.21	26.44	138.53
2000	11.05	69.33			14.48	17.91	112.77
2001	11.03	91.34			13.28	16.03	131.68
2002	36.74	18.99			28.25	40.35	123.93
2003	6.04	17.66			33.06	96.06	152.82
Mar 04	0.00	0.00			16.72	36.58	53.30
Totals	560.70	1010.16	14.27	1.60	184.46	301.44	2072.63
Rehabilitated land re-disturbed (1999 to March 2004)							-230.52
Total area of land rehabilitated since mining started							1842.11



REFERENCE	
[M-F-33]	MINING FACE and MINED OUT AREA
[T-33]	MEAN FACE HEIGHT ABOVE POND BOTTOM
[RE-VEGETATED / INDIGENOUS]	RE-VEGETATED / INDIGENOUS
[RE-VEGETATED / COMMERCIAL]	RE-VEGETATED / COMMERCIAL
[RE-VEGETATED / COCONUT]	RE-VEGETATED / COCONUT
[RE-VEGETATED / GRASSLAND]	RE-VEGETATED / GRASSLAND
[M-F]	MINING PLANT ALPHA
CO-ORDINATE SYSTEM :	
CAPE DATUM GAUSS CONFORM L.D. 33	
(BENCH MARKS) NATIONAL TRIGONOMETRIC BEACONS SITUATED ON AND IN THE PROXIMITY OF THE PROPERTY OF THE MINE ARE USED AS BENCH MARKS.	
[TAR ROAD]	TAR ROAD
[GRAVEL ROAD]	GRAVEL ROAD
[OVERHEAD POWERLINE]	OVERHEAD POWERLINE
[BURIED POWER CABLE]	BURIED POWER CABLE
[WATER PIPELINE]	WATER PIPELINE

DATE	SURVEYOR
------	----------

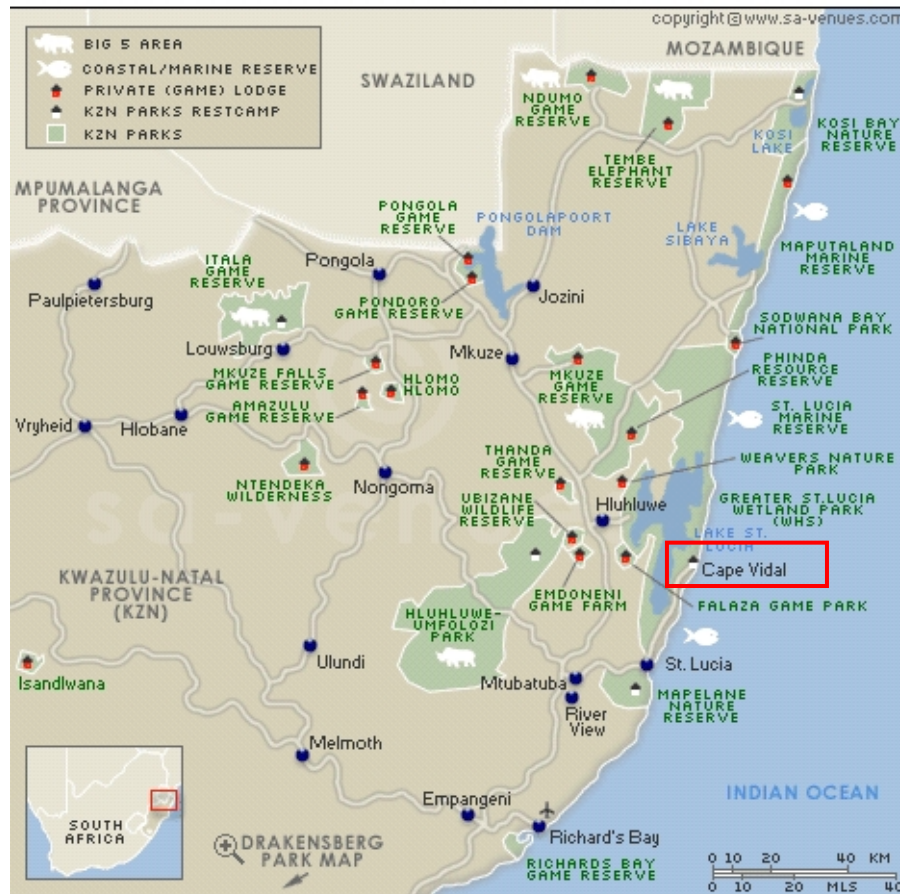
Les parcelles surlignées en traits pleins correspondent aux parcelles où les prélèvements de sol ont été effectués. Les parcelles avec des pointillés sont les parcelles où les relevés de végétation et les prélèvements pour les essais de germination ont été effectués.

Carte fournie par Richards Bay Minerals.

Annexe 3 : Carte du Greater Saint Lucia Wetlands Park

Carte issue du site :

www.sa-venues.com/game-reserve/kzn-north-game-lodges.htm



Annexe 4 : Photographie aérienne du site de Cap Vidal



Échelle : 1/10 000

Annexe 5 : Analyse de sol, corridor d'acacia et forêt à Cap Vidal

Profondeur	0-5 cm				5-10 cm			
Milieu	<i>Acacia karroo</i>	Forêt			<i>Acacia karroo</i>	Forêt		
Élément	Moyenne ± SE	Moyenne ± SE	F	p	Moyenne ± SE	Moyenne ± SE	F	p
P (mg·L ⁻¹)	28.7 ± 15.9	16.3 ± 8.4	7.12	0.01	27.7 ± 16.7	12.3 ± 6.5	11.14	0.002
K (mg·L ⁻¹)	62.6 ± 25.1	75.5 ± 15.8	2.83	0.10	47.3 ± 18.4	60.7 ± 13.8	5.16	0.03
Ca (mg·L ⁻¹)	1347.3 ± 521.9	1380.9 ± 581.3	0.03	0.87	1154.3 ± 445.3	1177.7 ± 563.4	0.02	0.90
Mg (mg·L ⁻¹)	146.3 ± 60.4	166.1 ± 46.9	1.01	0.32	105.5 ± 35.5	118.7 ± 34.7	1.06	0.31
Total Cations (cmol _c ·L ⁻¹)	8.2 ± 2.9	8.5 ± 3.0	0.11	0.75	6.8 ± 2.4	7.1 ± 3.0	0.07	0.80
pH (KCl)	6.7 ± 0.9	6.8 ± 0.8	0.03	0.87	6.7 ± 1.1	6.7 ± 1.1	0.00	0.97
Zn (mg·L ⁻¹)	1.7 ± 0.6	1.8 ± 0.8	0.07	0.80	1.3 ± 0.7	1.1 ± 0.7	0.56	0.46
Mn (mg·L ⁻¹)	4.7 ± 3.0	2.8 ± 1.2	4.89	0.04	3.7 ± 1.9	2.4 ± 0.9	5.53	0.03
Argile (%)	9.1 ± 2.0	9.8 ± 2.5	0.62	0.44	7.7 ± 1.8	8.3 ± 2.1	0.56	0.46
Cu (mg·L ⁻¹)	0.4 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.02	0.88	0.4 ± 0.3	0.4 ± 0.3	0.11	0.75
Total C (%)	1.9 ± 0.9	1.9 ± 0.9	0.003	0.96	1.4 ± 0.6	1.5 ± 0.7	0.24	0.63
Total S (%)	0.01 ± 0.0	0.01 ± 0.0	0.12	0.73	0.007 ± 0.0	0.005 ± 0.0	3.81	0.06
Total N (%)	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.0	0.57	0.46	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.43	0.52
NH ₄ -N (mg·L ⁻¹)	6.5 ± 4.3	6.3 ± 2.7	0.02	0.90	5.3 ± 4.2	6.6 ± 4.0	0.68	0.42
NO ₃ -N (mg·L ⁻¹)	27.5 ± 17.7	26.5 ± 14.7	0.03	0.87	27.5 ± 20.8	24.5 ± 14.7	0.20	0.66
N minéralisable (mg·L ⁻¹)	31.9 ± 13.2	25.9 ± 8.0	2.24	0.15	29.6 ± 10.0	26.0 ± 9.7	1.03	0.32

Données issues de Boyes, 2004. Traitement statistique des données par le logiciel SPSS 11.5.1.

Analyse menée par le Soil Science Department du Cedara Agricultural College, KwaZulu-Natal, Afrique du Sud.

NB : les différences significatives sont figurées en gras.

Annexe 6 : Composition de la solution d'Hoaglands

La solution de Hoaglands a pour but de fournir aux plantes tous les éléments nutritifs nécessaire pour une croissance en milieu contrôlé.

Solution à 1%

Dans un Becher de 2 000 mL, mélanger ce qui suit :

- 8,2 mL d'une solution à 5% de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$
- 8,2 mL d'une solution à 5% de KNO_3
- 73,8 mL de $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$
- 73,8 mL de KCl
- 41 mL de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$
- 41 mL de KH_2PO_4
- 41 mL de NaFe EDTA
- 41 mL de H_3BO_3
- 41 mL de $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$
- 41 mL de $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$
- 41 mL de $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$
- 41 mL de $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$

Solution à 10%

Dans un Becher de 2 000 mL, mélanger ce qui suit :

- 8,2 mL d'une solution à 50% de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$
- 8,2 mL d'une solution à 50% de KNO_3
- 32,8 mL de $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$
- 32,8 mL de KCl
- 41 mL de $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$
- 41 mL de KH_2PO_4
- 41 mL de NaFe EDTA
- 41 mL de H_3BO_3
- 41 mL de $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$
- 41 mL de $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$
- 41 mL de $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$
- 41 mL de $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$

NB : on appelle solution à 50% le mélange, peu importe sa concentration